

Série A, N° 1253
N° d'ordre 2124

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

VICTOR GHIMPU

RECHERCHES CYTOLOGIQUES

SUR LES GENRES

HORDEUM, ACACIA, MEDICAGO,
VITIS ET QUERCUS

Soutenues le **19 JUIN 1930** devant la Commission d'examen

MM. M. CAULLERY,

Président.

A. DEREIMS,

A. GUILLIERMOND,

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^o, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

1930

Série A, N° 1255
N° d'ordre 2124

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

VICTOR GHIMPU

RECHERCHES CYTOLOGIQUES

SUR LES GENRES

HORDEUM, ACACIA, MEDICAGO,
VITIS ET QUERCUS

Soutenues le

, devant la Commission d'examen

MM. M. CAULLERY,

Président.

A. DEREIMS,

A. GUILLIERMOND,

} *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^e, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS, VI^e

—
1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen. C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.
Doyens honoraires. . . P. APPELL, M. MOLLIARD.

A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.

Professeurs honoraires.

Emile PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure
G. KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET Électrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et Mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
G. URBAIN Chimie générale.
Émile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
Rémy PERRIER Zoologie. (Enseignement P. C. N.)
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
E. VESSOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON Physique générale.
Jules DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
Charles PÉREZ Zoologie.
Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
P. PORTIER Physiologie comparée.
E. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD . . . Botanique.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT . . . Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ Biologie maritime.
G. JULIA Mathématiques générales.
A. MAILHE Étude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN . . . Théories physiques.
V. AUGER Chimie appliquée.
E. ESCLANGON Astronomie.

E. PÉCHARD Chimie. (Enseig^t P. C. N.)
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. GUILLET Physique.
G. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM . . . Botanique.
A. MICHEL-LÉVY . . . Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
A. DENJOY Calcul différentiel et intégral.
H. BÉNARD Physique. (P. C. N.)
E. DARMOIS Physique.
G. BRUHAT Physique.
H. MOUTON Chimie physique.

L. JOLEAUD Paléontologie.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
A. DUFOUR Physique. (P. C. N.)
F. PICARD Zoologie. (Évolution des êtres organisés.)
ROBERT-LÉVY Zoologie.
L. DUNOYER Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND . . Botanique. (P. C. N.)
A. DEBIERNE Radioactivité.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.

Secrétaire. A. PACAUD.



A M. A. GUILLIERMOND

Professeur à la Sorbonne.

*Témoignage de bien vive
et respectueuse reconnaissance.*

A M. I. MIHALACHE

Ministre de l'Agriculture de Roumanie.

Hommage très respectueux.

AVANT-PROPOS

La Cytologie, science cependant bien jeune encore, ne cesse d'attirer à elle un nombre toujours plus grand de chercheurs qui lui demandent, encouragés qu'ils sont par les nombreux problèmes auxquels elle a déjà apporté une solution, de leur fournir une réponse aux questions les plus délicates que pose la Biologie. Une des premières découvertes de cette discipline a été, il y a près de soixante ans, celle de la caryocinèse. Et depuis lors, la caryologie n'a cessé de fournir une suite de renseignements précieux à des titres divers qui, confrontés avec les résultats obtenus dans d'autres branches de la Biologie, les confirment et les expliquent bien souvent.

Intéressé dès le début de nos études aux Universités de Jassy et de Nancy pour la cytologie, les relations tout nouvellement établies entre cette science et la génétique ont particulièrement retenu notre intérêt. Aussi nous sommes-nous proposé d'ajouter quelques données nouvelles aux connaissances déjà acquises touchant la caryologie des plantes cultivées, espérant qu'elles pourront conduire, dans la pratique agricole, à des conclusions intéressantes.

Mais de semblables recherches demandent une grande expérience ou à son défaut l'assistance d'un maître. Ce maître nous l'avons trouvé en la personne de M. **Guilliermond** dont les travaux de cytologie font partout autorité.

M. **Guilliermond** nous a donné constamment les encouragements qui soutiennent dans l'effort, les conseils qui évitent au débutant les tâtonnements inutiles et rendent ses recherches plus rapidement fructueuses. Nous avons trouvé chez lui, avec les appareils les plus récents et les meilleurs, sa bibliothèque personnelle et enfin ce milieu d'activité scientifique, cette atmosphère cordiale, dont nous garderons le meilleur souvenir.

M. Mangenot, assistant au Cours de Botanique a bien voulu s'intéresser à nos travaux. Nous avons eu continuellement recours à ses appréciations particulièrement compétentes. **M. Eichhorn**, spécialisé dans des recherches proches des nôtres, a été aussi pour nous un conseiller des plus précieux. Nous exprimons ici à l'un et à l'autre toute notre gratitude.

M. Crihan, grâce à son autorité et aux encouragements qu'ils nous a donnés nous a permis d'entreprendre notre travail et de mener à bien nos recherches, **M. le Pr Blaringhem**, qui nous a remis un matériel fort intéressant, **M. le Pr Chevalier**, en nous facilitant l'accès de la bibliothèque de son laboratoire au Muséum, nous ont tous diversement et puissamment soutenu. Nous leur demandons de trouver ici le témoignage de notre reconnaissance.

Nous remercions également les Établissements **Vilmorin-Andrieux** où l'on nous a réservé le meilleur accueil et la plus grande liberté, ce qui nous a permis d'utiliser, selon nos besoins, les laboratoires, la riche bibliothèque et les champs d'expériences tellement intéressants de Verrières-le-Buisson. **M. Simonet**, chef des travaux de cet établissement nous a fourni des explications techniques et des indications bibliographiques qui nous ont été précieuses; nous le remercions bien sincèrement.

M. le Pr S. Navachine a porté quelque intérêt à nos travaux; il nous a adressé plusieurs lettres contenant de judicieuses indications. Nous lui présentons nos plus respectueux remerciements.

La Faculté des Sciences de Paris a bien voulu nous aider matériellement pendant les deux dernières années de nos recherches, et nous remercions bien sincèrement le Conseil de cette Faculté.

Enfin, c'est grâce au Ministère des Finances de Roumanie ainsi qu'à plusieurs institutions du Ministère de l'Agriculture, que nous avons pu entreprendre et mener à bien ces recherches en toute indépendance et tranquillité d'esprit. Nous leur en sommes extrêmement reconnaissant.

Nous ne pouvons oublier également de nombreuses personnes, appartenant à des Facultés ou à des organisations scientifiques françaises et étrangères, notamment **M. le Pr Bois** (Paris), **M. de Litardière** (Lille), **M. le Pr Viala** et **M. Marsais** (de l'Institut Agronomique de Paris), **M. le Pr Carrisso** (Coimbra, Portugal),

M. le P^r **Cuadrecasas** (Barcelone), M. **Hadjinicolaou** et M. **Léonidas D. Oiconomidis** (Institut Agronomique d'Athènes), qui nous ont accueilli avec la plus grande bienveillance au cours de nos voyages et nous ont procuré les échantillons les plus variés et les plus instructifs. MM. **Fauré-Fremiet** et **Jolly** ont bien voulu accepter de publier nos travaux dans la Revue qu'ils dirigent et nous sommes très fiers de l'honneur qu'ils nous font.

RECHERCHES CYTOLOGIQUES

SUR LES GENRES :

HORDEUM, ACACIA, MEDICAGO, VITIS ET *QUERCUS*

par Victor GHIMPU

INTRODUCTION

Au cours de ces dernières années, on a souvent fait appel à la cytologie pour élucider des questions complexes de Biologie, telles que l'hérédité en général, la prédétermination du sexe, l'évolution des organismes, la phylogénie des diverses espèces animales et végétales, le mendélisme, etc.

Comme nos recherches visent plutôt à contribuer à l'application utilitaire et immédiate de données caryologiques en agronomie, il nous paraît intéressant de citer préalablement quelques travaux effectués dans le domaine que nous avons abordé, c'est-à-dire portant sur la caryologie des plantes cultivées.

Le Blé. — La plante de la civilisation renferme plus de deux mille races, différant par des caractères morphologiques. Leur classification, comme la méthode même de classification, sont de la plus haute importance pour l'hybridation et la standardisation. On admet actuellement 4 méthodes de classification fondamentales :

1^o La méthode hybridologique, basée sur le degré de parenté des races, ce que l'on peut constater par des expériences d'hybridation;

2^o La méthode sérologique, ou sérodiagnostique, établie sur le mode de réaction produit dans l'organisme d'un Cobaye inoculé avec de l'extrait de diverses variétés de Blé;

3° La méthode d'immunité qui systématise les races d'après le degré de résistance de la plante à l'inoculation de certaines maladies cryptogamiques;

4° La méthode chromosomique, d'après le nombre de chromosomes.

La concordance des diverses méthodes ressort du tableau ci-dessous.

GROUPES	MÉTHODE HYBRIDOLOGIQUE	MÉTHODE SÉROLOGIQUE	MÉTHODE D'IMMUNITÉ	MÉTHODE CHRO- SOMIQUE
	d'après Tschermak .	d'après Zade .	d'après Vavilov .	d'après Nicolaeva .
I. — 14 chro- mosomes.	<i>Triticum mono- coccum.</i>	<i>Triticum mo- nococcum.</i>	<i>Triticum mo- nococcum.</i>	<i>Triticum mo- nococcum.</i>
II. — 28 chro- mosomes.	<i>T. durum.</i>	<i>T. durum.</i>	<i>T. durum.</i>	<i>T. durum.</i>
	<i>T. polonicum.</i>	<i>T. polonicum.</i>	<i>T. polonicum.</i>	<i>T. polonicum.</i>
	<i>T. turgidum.</i>	<i>T. turgidum.</i>	<i>T. turgidum.</i>	<i>T. turgidum.</i>
	<i>T. dicoccum.</i>	<i>T. dicoccum.</i>	<i>T. dicoccum.</i>	<i>T. dicoccum.</i>
III. — 42 chro- mosomes.	<i>T. vulgare.</i>	<i>T. vulgare.</i>	<i>T. vulgare.</i>	<i>T. vulgare.</i>
	<i>T. compactum.</i>	<i>T. compactum.</i>	<i>T. compactum.</i>	<i>T. compactum.</i>
	<i>T. spelta.</i>	<i>T. spelta.</i>	<i>T. spelta.</i>	<i>T. spelta.</i>

Comme on le voit, les résultats obtenus par des méthodes différentes sont comparables, ce qui prouve la valeur de chacune d'elle. On voit également que le nombre minimum de chromosomes est de 14 ou 7 (haploïde) qui est le nombre fondamental du genre et ses multiples donnent les chiffres du tableau : $7 \times 2 = 14$ (diploïde), $7 \times 4 = 28$ (tétraploïde) et $7 \times 6 = 42$ (hexaploïde).

La différence numérique en chromosomes dans les cadres étroits de groupes présente des indices en ce qui concerne les chances de réussite des croisements et l'on peut prévoir d'avance le succès ou l'insuccès dans les essais hybridologiques, comme l'on peut expliquer la stérilité des hybrides.

Kihara (1924) a fait de nombreuses et intéressantes expériences hybridologiques sur le Blé. En croisant des espèces à 42 chromosomes avec celles à 28, il a obtenu des hybrides (F_1) pentaploïdes à 35 chromosomes (7×5); puis des pentaploïdes avec des

diploïdes ont donné des triploïdes à 21 chromosomes. Toutefois, dans ces croisements, où existe une différence en nombre de chromosomes, se produisent de véritables bouleversements dans les divisions de maturation du F_1 . Chaque chromosome du σ , trouvant un correspondant de la φ , se conjugue avec lui, donnant un chromosome bivalent, lequel ensuite, à l'anaphase, se disjoint et évolue de façon normale; mais ceux des 42 chromosomes qui n'ont pas trouvé de partenaire de sexe contraire, passent aux pôles, mais de façon désordonnée et au hasard; par exemple : une espèce pentaploïde à 35 chromosomes ($2n$), croisée avec une tétraploïde à 28 chromosomes ($2n$), donne en mitose de maturation, d'abord 14 chromosomes bivalents et 7 monovalents (différence $35 - 28$) auxquels ne sont pas parvenus de correspondants; ces derniers sont éparpillés en désordre à la périphérie de la plaque équatoriale, souvent leur développement est retardé et ils sont éliminés du noyau, en totalité ou en partie, de sorte que le contingent chromosomique reste composé de 14 chromosomes bivalents + i , où $i = 0 - 7$ chromosomes univalents. Les hybrides qui proviennent des espèces à 28 et 42 chromosomes, dans la première génération (F_1) donnent des pentaploïdes à 35 chromosomes; en F_2 ce nombre varie de 30 à 42; en F_3 de 28 à 42 et enfin les générations reviennent aux espèces pures, seulement 28 ou seulement 42 chromosomes, c'est-à-dire aux espèces de départ. Les hybrides sont d'autant plus fertiles qu'ils se rapprochent davantage des formes primordiales. La morphologie de l'hybride est en pleine dépendance du nombre des chromosomes qu'il possède : plus les chromosomes sont nombreux, plus le chaume est vide (caractère de l'hexaploïde) et, inversement, le chaume plein correspond à un noyau plus réduit; la même relation existe entre la forme de l'épi et le nombre des chromosomes. C'est là encore une preuve d'une étroite liaison entre caryotype et phénotype.

Les caractères des hybrides dépendent, non pas seulement du nombre des chromosomes, mais aussi de leur mode de combinaison.

Dans certains cas précis, les hybrides du Blé ne « mendélisent » plus, ils demeurent constants dès la première génération.

Karl Sax (1922 et 1923) a constaté chez des espèces de Blé qu'il y a une corrélation frappante entre le nombre des chromo-

somes et la taille de la cellule, ce qui fait admettre que les grands nombres résultent de la duplication et non de la fragmentation transversale des chromosomes. Chez les hybrides et les espèces il a trouvé une association très évidente entre le nombre des chromosomes et les caractères morphologiques et physiologiques. Ainsi quand le nombre des chromosomes va en augmentant, 7-14-21, la variabilité et l'adaptabilité augmentent dans les mêmes proportions, de même que la susceptibilité vis-à-vis de la rouille, du mildew et de la carie ; il y a pareillement variation de la qualité du gluten des graines et, partant de la valeur économique des Blés.

Kagawa (1926-1927) a effectué des investigations sur *Triticum* et *Aegilops* par une méthode spéciale, à l'aide de laquelle il a mesuré la longueur des chromosomes : il a trouvé ainsi que les longueurs relevées pendant la pro- et l'anaphase correspondent avec celles évaluées à la métaphase. La taille du chromosome est en relation avec la dimension de la cellule, mais les proportions entre les tailles de tous les chromosomes demeurent constantes.

Le Seigle a été étudié par **Nakao, Sakamura** et d'autres. Cette plante a deux races caryotypiques : l'une à 14 chromosomes ($2n$), l'autre, plus rare, à 16 chromosomes (*Secale montanum*). On a relevé aussi diverses anomalies. Les chromosomes ont la forme de V, dont les bras sont presque séparés dans leur région médiane, on a également noté la présence de satellites.

Belling (1925) a compté 7 paires de chromosomes et parfois 8 paires, et il dit en concluant : « This state of affairs has been apparently brought about by fracture of one of the largest pairs ».

Zalensky et Dorochenko (1924-25) ont étudié les hybrides entre le Seigle et le Blé. La méthode caryologique leur a servi pour leurs études précises, délicates, et donnant des résultats meilleurs que la méthode morphologique. Par la méthode caryologique, ils ont pu démasquer non seulement les hybrides déjà différenciés, mais aussi ceux qui se trouvent à l'état latent. Le temps le plus opportun pour l'étude des hybrides du Seigle, comme pour d'autres plantes, est lors de la division de maturation, moment critique pour la vie de l'hybride, car, comme on l'a dit plus haut, tous les chromosomes ne trouvent pas toujours des correspondants homo-

logues au point de vue quantitatif et qualitatif. Le nombre des chromosomes bivalents qui prennent naissance ici est égal au nombre haploïde de l'espèce qui possède le nombre minimum de chromosomes; d'autre part, le nombre de chromosomes univalents est égal à la différence entre les nombres haploïdes de chromosomes des espèces croisées. Il y a des combinaisons compatibles et incompatibles : les premières conduisent à la création d'une génération sexuelle apte à vivre, les secondes, à la diminution de la faculté de reproduction. Les auteurs cités ont obtenu toutes les formes caryologiques et morphologiques intermédiaires entre le Blé et le Seigle.

Dans l'*Avoine*, **Kihara** a trouvé pour *Avena sativa*, *A. fatua*, *A. bysantina*, *A. sterilis*, 42 chromosomes; dans *A. strigosa*, 14 et dans *A. barbata*, 28, c'est-à-dire un multiple exact du chiffre 7.

Aase et Powers (1926) ont compté 14 chromosomes ($2n$) chez *Avena Wiestii*, *A. brevis* et *A. strigosa*; chez *A. sativa* le même chiffre que **Kihara** = 42 chromosomes.

Le Maïs a été étudié par nombre de caryologistes. Sur les 25 lignes pedigree de diverses variétés, étudiées par **Fisk** (1925), on a trouvé 20 chromosomes, de longueur diverse, et seulement dans une variété, la *Black Mexican* sucrée, on a trouvé des noyaux à 30 chromosomes. Toutefois **Kuwada** a constaté des variations de 18 à 24. **Randolph** en 1928 a publié un travail plus complet sur *Zea mays*, où il établit que 62 p. 100 des plantes possèdent 20 chromosomes ($2n$) et le reste (38 p. 100) possèdent, en outre, des chromosomes surnuméraires au nombre de 1 à 8; ces nombres sont constants dans toutes les cellules de chaque espèce.

Randolph et McClintock (1926), parmi les Maïs normaux à 20 chromosomes ont découvert des individus triploïdes à 30 chromosomes. Ces derniers étaient plus vigoureux que ceux à 20 chromosomes, ils avaient la tige grosse, les feuilles larges, etc.

L'hétéroplôidie, au contraire, se montre nuisible pour le Maïs, **McClintock** (1929) écrit à ce sujet : « The presence of extra chromosomes in *Zea* plants, other than in a polyploid series, is associated with a decrease in size and vigor ».

Les dimensions et les formes des chromosomes du Maïs sont très variables parce que cette plante est allogame.

Le Haricot a été étudié par **Karpetschenko** (1924-25). Toutes les espèces du genre *Phaseolus* ont 22 chromosomes.

Le genre *Vicia* est facile à étudier. *V. faba*, *V. sativa* et *V. angustifolia* ont chacun 12 chromosomes, *V. villosa* et *V. sepium* en ont 14. La forme des chromosomes dans ce genre, varie beaucoup avec les espèces et la différence qui existe entre les noyaux explique les insuccès de tous les croisements tentés.

Mme **Sveshnicova** (1927) a saisi des rapports intéressants entre la forme des chromosomes et la morphologie de la plante. Ainsi, dans les groupes *Cracca*, *Euvicia* et *Ervum*, l'un des bras d'un chromosome (V) se raccourcit d'une espèce à l'autre, mais ce qui est le plus important c'est qu'il existe une relation étroite entre la longueur de ce bras et la longueur du pédoncule floral; le processus du raccourcissement du bras chromosomique marche parallèlement avec le raccourcissement du pédoncule. Dans les espèces à pédoncules longs (du groupe *Cracca* et *Ervum*), les chromosomes ont le second bras complet ou presque, tandis que dans les espèces d'*Euvicia* à fleurs sessiles, ce bras est réduit à un simple moignon. Chez le *V. peregrina*, *V. angustifolia*, *V. sativa* et *V. macrocarpa* on a établi les degrés de longueur du pédoncule d'après la longueur des chromosomes.

Pour quelques dizaines d'espèces et de sous-espèces du genre *Vicia*, Mme **Sveshnicova** donne une clef dichotomique pour leur détermination exacte d'après la forme des chromosomes, ce que, d'ailleurs, **Delaunay** a également fait pour d'autres genres.

La Pomme de terre (étudiée par **Levitsky**, **Vilmorin** et **Simonet**, **Nemec**, etc.) a un contingent de chromosomes, qui, sous l'influence des divers agents, varient aisément en nombre et en forme. Le nombre normal est de 48, il diminue, avec une température basse, jusqu'à 12; quand la température s'élève, le nombre des chromosomes monte à 53 et même à 59.

Les causes de la variation du nombre des chromosomes chez la Pomme de terre ainsi que le Maïs, le Blé, l'Avoine, la Fétuque... sont expliquées par **Levitsky** de la façon suivante: certains chromosomes, sous l'influence de la température, se dédoublent provisoirement en long, augmentant numériquement la garniture, mais,

une fois que la plante revient à la température normale, le nombre normal des chromosomes se rétablit.

La Betterave fourragère, comme *la Betterave à sucre* ont chacune 18 chromosomes qui changent facilement de forme (**Kuzmina**, 1927).

Le Chanvre (**R. de Litardière**, 1924) a 20 et 40 chromosomes sur la même plante. Chacun de ces chiffres prédomine dans certains tissus. La proportion totale est de 100 mitoses à 20 chromosomes, pour 50 mitoses (environ) à 40.

Chez le *Trèfle*, **Karpetschenko** (1924-25 b) a compté les chromosomes et a trouvé : *Trifolium repens*, 32; *T. montanum* et *T. hybridum*, 16; *T. incarnatum*, *T. arvense* et *T. pratense*, 14; *T. medium* 80; *T. pannonicum*, 130. **Bleier** a constaté que les espèces ayant le même nombre de chromosomes se distinguent par les dimensions de ces derniers, puis que les espèces à grands noyaux ont d'habitude une grande taille et que l'hybridation réussit plus aisément entre les espèces ayant de nombreux chromosomes.

Chez les différentes espèces du *Lin*, **R. de Vilmorin et M. Simonet** (1927 a) ont constaté différents chiffres de chromosomes. L'espèce cultivée : *Linum usitatissimum* possède 15 chromosomes (*n*), mais il y a d'autres espèces à 8, 9, 10 et 14 chromosomes. Ils ont pu obtenir des hybrides entre les espèces à 15 chromosomes seulement.

Les espèces du genre *Festuca* (**Levitsky et Kuzmina** 1927) ont 14, 28, 42 et 70 chromosomes. La taille de la plante croît avec le nombre de chromosomes jusqu'à une limite, l'accumulation excessive (70 chromosomes) ne provoque plus l'accroissement du corps de la plante, mais au contraire, on observe une légère diminution de taille en certaines parties.

Karpetschenko (1927) a fait d'intéressantes investigations sur les Crucifères cultivées et sur certains hybrides de cette famille. Il a étudié *Brassica*, *Sinapis* et *Raphanus* avec toutes leurs espèces et sous-espèces; le Colza d'automne, les Navets et la Moutarde rouge ont chacun 36 chromosomes; le Chou et le Radis en ont 18; la Moutarde blanche 24; la forme des chromosomes varie. Il apparaît parfois des plantes à chromosomes en nombre impair, mais elles donnent des fleurs stériles et ainsi disparaissent, parce que,

dans les divisions réductionnelles, les anomalies ne peuvent être écartées.

Entre le Chou et le Radis, certains botanistes (**Piech et Moldenhawer**, **Kakizaki Yoiti**) ont obtenu des hybrides. Ces hybrides ont un aspect bizarre. **Grawat**, en 1917, a créé un hybride, qui a développé ses organes végétatifs d'une façon extraordinaire : tige géante et grandes branches ont atteint le toit de la serre où on l'élevait, les rameaux ont poussé par une fenêtre, couvrant une partie du toit ; mais il n'a donné aucune semence. **Moldenhawer** (1924) a obtenu des hybrides qui ont donné quelques silicules dont la pointe ressemblait à celle du Radis et la partie inférieure à celle du Chou. **Karpetschenko**, toutefois, qui a étudié l'hybridation au point de vue cytologique et a découvert le mécanisme des mitoses a réussi à obtenir de nombreuses semences. Le *Raphanus sativus* et le *Brassica oleracea* ont chacun 18 chromosomes (diploïde) et les hybrides entre ces deux genres présentent les chiffres de 18, 27, 36, 45, 51 et 53 chromosomes. Le nombre des chromosomes était obtenu à volonté et connu d'avance avec précision. Les caractères morphologiques de ces hybrides dépendent pleinement des assortiments chromosomiques. Chez les individus tétraploïdes à 36 (9×4) chromosomes les divisions ont lieu de manière régulière les hybrides ne « mendelisent » pas, mais demeurent constants. Ces individus peuvent donc être considérés comme *species novæ*. La fertilité de l'hybride croît avec la multiplication du complexe chromosomique.

Le *Tabac* constitue un matériel très favorable à l'étude cytologique et génétique, aussi trouve-t-on beaucoup de travaux publiés sur cette plante. Parmi les plus récents citons ceux de **Vilmorin et Simonet** (1927 b) qui énumèrent une quinzaine d'espèces possédant les chiffres haploïdes de 12 et 24 chromosomes dans la série « normale » et 9 à 10 dans des cas particuliers.

East (1928), **Brieger** (1928) ont constaté que les chromosomes des méïoses présentent des différences de taille et de forme et que la fertilité et la stérilité des hybrides dépendent de certaines irrégularités de conjugaison des chromosomes, irrégularités provoquées par l'augmentation du nombre des chromosomes dans l'hybride.

Eghis (1924-25) a obtenu des hybrides triploïdes et tétraploïdes de *Nicotiana Tabacum* et *N. rustica*.

Clausen et Goodspeed (1925 et 1926) ont obtenu des hybrides fertiles et constants et des mutants. Ils disent que l'hybride tétraploïde peut être créé :

« 1° Par le dédoublement du nombre des chromosomes immédiatement après la fertilisation;

2° Par la variation de bourgeon en F_1 de l'hybride interspécifique;

3° Par le croisement des diploïdes de deux espèces différentes;

4° Par la distribution irrégulière des chromosomes dans un hybride interspécifique, dans lequel les chromosomes ne s'appariaient pas à la méiose.

Ils ont obtenu des mutants (« corrugated », « fluted ») qui sont caractérisés par l'absence d'un des 48 chromosomes somatiques du *N. Tabacum*, ce chromosome était porteur du facteur de la couleur. On sait que dans la nature on trouve très rarement des mutants, tandis que, par la méthode d'hybridation interspécifique, on peut provoquer leur apparition, car on crée une instabilité du nombre des chromosomes dans la garniture chromosomique des hybrides ségrégeants partiellement fertiles.

Chez les Cucurbitacées cultivées, **Kozhukhow** (1924-25) a compté : *Cucurbita Pepo*, 44 chromosomes; *Cucumis sativus*, 14 chromosomes; *C. Melo*, 24 chromosomes. La connaissance de ces chiffres a servi à l'auteur pour réaliser les croisements désirés, ce qui n'avait pu se faire antérieurement.

Pybin (1926), en étudiant le genre *Malus* a trouvé 34 (17×2) chromosomes, dans toutes les variétés sauf la Parmaine d'or d'hiver qui a 51 (17×3) chromosomes et dont le pollen ne peut féconder les autres variétés. L'étude du noyau dans les questions de stérilité de la Pomme, comme des autres arbres fruitiers, a fourni des matériaux précieux pour l'explication et de la cause et du phénomène, de sorte que l'auteur a constaté que l'abaissement de la température au moment de la division de maturation cause la distribution irrégulière des chromosomes dans la première et la seconde méiose, ce qui a pour conséquence la création d'un pollen défectueux.

CHAPITRE I

MATÉRIEL ET MÉTHODE

A. — MATÉRIEL

Nous avons eu à notre disposition un matériel d'étude intéressant et suffisant, fourni soit par diverses institutions à la requête du laboratoire, soit cueilli par nous-mêmes dans nos randonnées en France et à l'Étranger.

L'authenticité botanique des échantillons étudiés a été vérifiée soit par des spécialistes, soit par nous-mêmes, et pour cela nous avons comparé nos échantillons avec ceux de l'herbier du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. Les noms latins synonymes ont été contrôlés d'après l'Index Kewensis et ses suppléments.

Espèces de Hordeum. Une grande partie de notre collection de graines (lignées pures) nous a été offerte par le P^r **Blaringhem**, et une autre partie, en épis, a gracieusement été mise à notre disposition par les Etablissements **Vilmorin-Andrieux**. Nous avons reçu des jardins des Plantes de Paris, de Dijon et de Toulouse, quelques espèces d'Orges sauvages.

Espèces d'Acacia. — Les Etablissements **Vilmorin-Andrieux** nous ont cédé des graines d'Acacias australiens et africains.

M. le P^r **Chevalier** nous a aimablement procuré des graines d'Acacias africains de la collection du Laboratoire d'Agronomie Tropicale du Muséum.

A Séville et à Barcelone (Espagne) nous avons recueilli des fleurs de diverses espèces, qui ont été déterminées avec le concours précieux du P^r **Cuadrecasas** (Barcelone). A Athènes (Grèce) nous avons récolté des fleurs d'*Acacia Fornesiana*, dans le Jardin Botanique de l'Institut Agronomique, fleurs déterminées par M. **A. Hadjinicolaou**, directeur de ce Jardin.

Espèces de Medicago. Les graines de Medicago ont été fournies en grande partie par le Jardin des Plantes de Paris; nous en avons aussi obtenu du Jardin Botanique de Dijon, des Etablissements

Vilmorin-Andrieux, du Jardin botanique de Coimbra (Portugal) et de la Station des Semences de Svalof (Suède); nous en avons récolté personnellement dans les environs de Smyrne (Asie Mineure).

Espèces de Vitis. — Nous avons obtenu des *Vitis*, des pépinières renommées de Montpellier grâce à l'intervention de M. le P^r **Viala** et de M. **Marsais**.

Espèce de Quercus. — Les *Quercus* que nous avons étudiés provenaient des Etablissements Vilmorin-Andrieux ou bien ils ont été récoltés par nous en Bessarabie (Roumanie) et dans le Palatin à Rome.

Espèces d'Arachis. — M. **Chevalier** nous a communiqué un certain nombre de variétés d'Arachides trouvées par lui pendant son voyage au Brésil.

B. — MÉTHODES

1^o Germination.

Nous allons résumer par ordre chronologique la technique cytologique à laquelle nous avons eu recours.

Pour observer les mitoses somatiques et les divisions réductrices, nous avons procédé de deux manières différentes. Les mitoses typiques ou somatiques ont été cherchées dans de petites racines ou des tigelles de plantes en germination. La germination des graines s'effectuait soit dans des germoirs en terre poreuse, soit dans des boîtes de Petri sur papier buvard humide, ou mieux encore sur des petits ponts en verre couverts par du papier buvard, dont les bords trempaient dans l'eau, de sorte que le papier était toujours humecté au même degré. Ces boîtes étaient placées à l'étuve à 25°; dans quelques cas nous les laissions à la température de la chambre (+ 16°) et une heure seulement avant la fixation nous les exposions à la température de 25°. Ce passage brusque des graines germées de la température de 16° à celle de 25° nous a paru provoquer une activité plus intense dans les divisions des cellules méristématiques.

A la température de 25° toutes les graines germaient très vite sauf celles de la variété géante de *Medicago sativa* chez lesquelles

la germination ne s'effectuant que très lentement, donnait une courte radicule hypertrophiée et gonflée d'une manière anormale. Une telle radicule ne pouvait servir à nos recherches. A la température de la chambre les graines de cette variété germaient, au contraire, normalement. Cette Luzerne géante provient de Suède (Svalöf), ce qui explique sans doute son développement anormal à une température un peu élevée.

Quand la longueur de la radicule de l'espèce à étudier avait atteint environ celle de la graine nous la détachions pour la placer dans le fixateur; c'est un point important de la technique, car, si on n'en tient pas compte, le travail fourni sera vain. En effet, si l'on prend des racines trop jeunes on obtient des préparations dans lesquelles les cellules renferment en grande abondance des précipités vacuolaires qui masquent complètement les chromosomes.

Les graines des Acacias non australiens, dans les conditions ordinaires, ne germent que très lentement et souvent presque pas du tout, cela à cause de leur tégument très dur qui ne laisse pas pénétrer l'eau jusqu'à l'embryon; pour obtenir la germination, *il faut limer dans 1-2 endroits le tégument et l'eau pénétrant, les graines germent dans la proportion de 100 p. 100.*

Les mitoses des Vignes ont été cherchées dans les racines adventives, données par les sarments. *Pour obtenir ces racines nous avons tordu* (d'après le conseil de M. **Bernaz**) *les sarments dans la partie basse qui est plongée dans l'eau des flacons, qui sont bouchés pour y maintenir une atmosphère humide; les sarments sortent par des trous pratiqués dans les bouchons.*

2° Fixations.

Pour étudier les constituants de la cellule il faut la tuer et après la colorer, en employant des agents qui agissent rapidement, modifient le moins possible la structure de la cellule vivante en immobilisant son contenu sans produire d'artefacts et favorisent l'action ultérieure des colorants. Nous nous sommes évidemment presque toujours servi de ceux qui agissent plus spécialement sur le noyau.

3° *Agents fixateurs.*

Le liquide de Navachine. — Le plus souvent nous avons employé ce liquide qui, étant instable, doit être préparé au moment de la fixation; sa composition est la suivante :

10 cc de solution d'acide chromique à 1 p. 100,
 4 cc de formol à 40 p. 100,
 1 cc d'acide acétique cristallisable¹.

La durée de la fixation est de vingt-quatre heures, mais elle peut varier sans inconvénient sensible de seize à vingt-quatre heures. Les racines mises dans le liquide ne tombent pas au fond et on est obligé de les y plonger à l'aide d'un bouchon d'ouate. Après la fixation, on met les objets à laver dans l'eau courante pendant vingt-quatre heures. Les opérations ultérieures, mordantage et coloration, durent moins longtemps qu'après les autres fixateurs.

Les avantages de ce fixateur sont les suivants : la chromatine (réseau et chromosomes) prend la couleur (hématoxyline) d'une manière très intense et la retient très longtemps pendant la différenciation, les chromosomes sont donc intensément colorés quand tous les autres éléments nucléaires sont complètement décolorés, cela donne de la netteté et de la précision dans les détails. On ne craint pas ainsi de manquer le point où il faut arrêter la différenciation. Les chromosomes sont gonflés légèrement, ce qui est également un avantage. On a donc un fixateur facile à employer, qui ne présente pas de risques à la différenciation, et soulignant les détails des chromosomes, accélère les manipulations ultérieures.

Le mélange de Helly (modifié), dont la composition est la suivante :

9 cc d'un mélange de : 100 cc d'eau distillée,
 5 gr. de bichromate de potassium,
 3 gr. de sublimé.
 1 cc de formol à 40 p. 100 à ajouter au moment de l'emploi.

La durée de la fixation est de huit heures, mais on peut varier de six à douze heures. Ce fixateur étant utilisable à la fois pour le noyau et le cytoplasme, donne les images les plus fidèles et les plus

1. Nous avons fait varier la quantité d'acide acétique de 0,5 à 1,5 centimètre cube sans inconvénient sensible pour la fixation.

complètes, sans exagérer les chromosomes comme fait le fixateur de Navachine, mais il est moins commode car, à la différenciation, on laisse souvent échapper le moment où il faut s'arrêter.

Après la fixation et le lavage habituel de vingt-quatre heures on soumet parfois les objets à la postchromisation dans une solution de bichromate de potassium saturée à l'étuve à 40° pendant vingt-quatre à quarante-huit heures, et on procède ensuite au lavage à l'eau courante.

Le fixateur de Lenoir (Bouin modifié) :

Ce fixateur est un mélange stable qui peut être préparé d'avance et peut se conserver longtemps. On le prépare suivant la formule :

645 cc d'alcool à 95°,
330 cc de formol à 40°,
25 cc d'acide acétique cristallisable,
5 gr. d'acide picrique.

La durée de la fixation est de vingt-quatre heures au maximum. On lave les objets à l'alcool à 70° auquel on ajoute du carbonate de lithium, puis on met à l'étuve à 40° jusqu'à ce que les objets aient perdu leur coloration jaune due à l'acide picrique. Avec ce fixateur les constituants de la cellule sont colorés moins uniformément, le colorant se déposant à la périphérie de la cellule, d'où il ne peut pas être enlevé facilement.

En outre de ces liquides nous avons employé les fixateurs bien connus de Bouin, Nemec, Carnoy, Benda, Flemming, Meves, etc., qui nous ont paru inférieurs aux 3 premiers cités ci-dessus.

4° Inclusion.

Après la fixation et le lavage à l'eau les objets sont deshydratés en les passant dans la série des alcools à 70°, 95° et 100°, on chasse ensuite l'alcool par le passage dans 3 xylols. On laisse les objets pendant une heure environ dans chaque alcool et dans chaque xylol.

Il faut noter que *les tissus des racines mises dans le xylol deviennent plus ou moins transparents ou translucides sauf à la pointe; dans cette région ou le méristème est en prolifération active, et où il y a des chromosomes fixés, les tissus sont opaques.* Ces caractères per-

mettent souvent de distinguer très facilement une racine où il y a beaucoup de mitoses d'une où il n'y en a pas et que l'on doit rejeter dès le début des expériences. Cette région riche en mitoses se distingue même dans le fixateur, mais d'une manière moins nette que dans le xylol. Cet indice de la présence des mitoses est très précis dans les racines des Graminées, tandis qu'il fait défaut dans les racines de Chênes.

Après la série des xylols on passe les objets dans du xylol additionné de paraffine et maintenu à la température de 30-40° et on les met ensuite dans de la paraffine pure à 59-60° pendant une heure.

Finalement on procède à l'inclusion dans la paraffine (4-5 racines ensemble). Nous avons exécuté les coupes avec divers microtomes. Le meilleur, à notre avis, quant à la précision des épaisseurs principalement, est celui de Spencer. Les coupes réalisées avaient le plus souvent 5 μ , parfois 7 μ et 10 μ d'épaisseur.

Quand on coupe au microtome *on peut distinguer* encore, chez les racines des Graminées, *les régions riches en mitoses* et celles qui n'en possèdent pas, car, dans le premier cas, *la racine coupée transversalement donne à l'intérieur du ruban des coupes aux contours réguliers, tandis que dans le deuxième cas, les contours sont sinueux*. Cet indice permet aussi très souvent d'éliminer les racines pauvres en mitoses ou qui en sont dépourvues; il permet de reconnaître le moment où l'on est arrivé au bout de la région méristématique riche en chromosomes.

Le collage des coupes se fait à l'albumine-glycérine, il est suivi d'un séchage à l'étuve à 40° pendant douze à dix-huit heures. Le déparaffinage s'effectue par un passage des coupes collées à travers une série de différents bains de xylols et d'alcools.

5° Coloration.

Méthode de Heidenhain à l'hématoxyline ferrique.

Les coupes des objets fixés au liquide de Navachine sont passées directement dans une solution d'alun de fer à 3 p. 100 pendant deux à vingt-quatre heures. Cette opération, *le mordantage*, dure au minimum vingt-quatre heures pour les coupes des objets fixés au liquide de Lenoir. Et pour celles fixées au liquide de Helly le

mordantage est également d'une durée de vingt-quatre heures; il peut être précédé par le passage des préparations dans une solution iodo-iodurée de potassium, pendant 1 minute, suivi d'un lavage à fond.

Après le mordantage on lave rapidement à l'eau distillée pour éliminer l'alun de fer; puis on fait séjourner les préparations dans l'héματοxyline ferrique pendant vingt-quatre heures; cette durée peut être réduite à deux heures pour les objets fixés au liquide de Navachine.

L'opération suivante consiste à enlever l'excès du colorant, c'est ce que l'on appelle la *différenciation*, elle s'effectue en plaçant les préparations dans un bain d'alun de fer à 3 p. 100 pendant quelques minutes, en les surveillant avec beaucoup d'attention au microscope (objectif à immersion) et en arrêtant l'opération quand on constate que seuls les chromosomes sont encore colorés.

Enfin on monte les coupes au baume de Canada.

Méthode de double coloration de Volkonsky.

Nous avons eu recours à cette méthode pour vérifier si les nucléoles possèdent les mêmes réactions de coloration que les granulations chromatiques rencontrées dans leur voisinage et auxquelles certains auteurs ont donné, en méconnaissant leur nature, les noms les plus variés : caryosomes (**Wilson**), nucléoles chromatiques (**Montgomery**), corpuscules chromatiques (**Sprumont**), paranucléoles (**Dogiel**), nucléolosomes (**Sorokina**), etc. La technique consiste en ceci :

Les préparations fixées au liquide de Helly et déparaffinées sont soumises aux opérations suivantes :

1° Coloration à la Rubine S à 20 p. 100 dans l'eau anilinée sur platine chauffante; lavage à l'eau distillée;

2° Différenciation à l'Aurantia à 0,5 p. 100 dans l'alcool à 70° jusqu'à ce que les mitochondries seules restent rouges; on peut la contrôler à l'immersion en montant dans la glycérine; laver rapidement;

3° Traitement pendant trois à quatre minutes par le mélange suivant :

acide phosphomolybdique	1 gr.
soude normale	10 cc.
eau distillée.	90 —

laver soigneusement;

4° Coloration de dix à quinze minutes dans :

violet de méthylène	0,4 gr.
azur II de méthylène	0,1 —
carbonate de potassium	0,1 —
glycérine pure.	50 cc.
eau distillée.	50 —

laver à l'eau distillée.

5° Différenciation par le tannin-orange d'Unna; lavage à l'eau; déshydratation; montage.

A la suite de ce traitement les nucléoles et mitochondries sont colorés en rouges;

Les granulations chromatiques, les chromosomes et le reticulum sont colorés en bleu ou violet.

Les Méthodes de fixation et de coloration de Heitz-Schneider et de Belling.

Ces méthodes sont beaucoup plus rapides que les précédentes et peuvent être recommandées dans certains cas. Voici en quoi consiste la première : le fixateur est composé de :

Quatre parties d'alcool absolu pour 2 parties d'acide acétique.

Le séjour des objets dans le fixateur est de une demi-heure à deux heures; on soumet les tubes renfermant les objets à l'action de la trompe à eau ou mieux encore on les place dans l'étuve à 40°. Entre temps on prépare le colorant :

Acide acétique à 45 p. 100 auquel on ajoute du carmin jusqu'à saturation, en les chauffant jusqu'à l'émission de vapeurs, après quoi on refroidit et on filtre.

Les objets fixés sont alors passés dans le carmin acétique ainsi préparé et le tout placé dans l'étuve à 40° pour deux à quatre heures ou à la température ordinaire pour vingt-quatre heures.

Enfin on procède à l'aide d'un rasoir à la *lacération* des racines ainsi fixées et colorées, et on les passe dans une goutte du colorant entre la lame et la lamelle, en pressant légèrement sur cette dernière.

Heitz a grandement préconisé cette méthode, qui en réalité est

inutilisable pour les mitoses somatiques, parce que les racines lacérées ne se désagrègent pas en des cellules isolées, mais en des fragments cohérents formés de plusieurs cellules; les mitoses se voient presque toujours de profil et, comme le fond est pareillement coloré, les chromosomes sont moins nettement visibles qu'après le traitement par d'autres méthodes et les numérations des chromosomes ne sont qu'approximatives.

Cette méthode est, par contre, applicable pour l'examen des divisions réductrices, aussi l'avons-nous employée avec la modification apportée par **Belling**.

Au carmin acétique on ajoute une trace de sel ferrique, ce que l'on peut faire simplement en laissant un objet en fer (épingles, lame d'un couteau) dans cette solution pendant quelques secondes jusqu'à ce que le colorant vire au rouge-violet. On met une goutte de cette substance sur la lame et on y plonge une anthère très jeune qu'on écrase, on met la lame sur la platine chauffante jusqu'à l'émission de vapeur ce qui favorise la pénétration du carmin acétique dans les cellules-mères des grains de pollen. On couvre avec une lamelle.

Sur un fond rose on voit alors les chromosomes colorés en rouge.

Cette méthode est d'une grande importance parce qu'elle est rapide et souvent donne des résultats très satisfaisants, surtout dans les plantes où les chromosomes sont petits et ronds sans enchevêtrement. Elle est surtout à recommander pour une orientation rapide, pour saisir le moment où se produisent des divisions réductrices dans les cellules-mères, afin ensuite d'avoir recours aux méthodes classiques pour fixer les autres étamines du même bouton qui sont d'habitude au même stade de maturation.

6° *Mensuration.*

Un examen cytologique détaillé nécessite toujours des mensurations des chromosomes. On doit mesurer ces corpuscules pour pouvoir les comparer entre eux, pour les identifier et pour évaluer la quantité de chromatine d'un noyau. Il nous paraît surprenant que la plupart des cytologistes ne font figurer que rarement des résultats de mensurations dans leurs publications.

Pour pouvoir mesurer les chromosomes il faut que ceux-ci soient visibles entièrement, qu'ils soient placés dans un plan perpendiculaire à l'axe du microscope dans toute leur longueur et qu'ils soient isolés des autres chromosomes.

La mensuration des chromosomes dans une trentaine de cellules pour chaque espèce suffit pour pouvoir juger de la longueur moyenne de ceux-ci. Le micromètre à tambour de Zeiss est un appareil facile à manipuler et nous a donné des résultats satisfaisants.

CHAPITRE II

CHROMOSOMES, NUCLÉOLES ET SATELLITES DANS QUELQUES ESPÈCES D'HORDEUM

A. — CHROMOSOMES : NOMBRE, FORME ET TAILLE

1° *Données historiques.*

Le nombre des chromosomes est la première question que l'on se pose à chaque recherche caryologique, car « Les problèmes soulevés par l'étude du nombre des chromosomes chez les végétaux sont d'une importance extrême » (**Guilliermond et Mangenot**, 1928).

Et c'est pour cela que la plupart des publications en cause sont bourrées de chiffres. **Marchal** en 1920 a publié une liste d'espèces avec leur nombre de chromosomes, il a cité environ 600 espèces; en 1922 **Tischler** a publié une liste qui comptait 700 espèces et en 1927 il en a publié une nouvelle où on trouve 1 700 espèces.

Les travaux effectués jusqu'ici sur la caryologie du genre *Hordeum* sont pour la plupart de simples esquisses où les détails font pour ainsi dire défaut.

C'est **Nakao** qui le premier, en 1911, a compté les chromosomes chez ce genre; il a trouvé 7 chromosomes (*n*) chez *H. distichum*. **von Ubisch**, en 1921 les a compté chez *H. vulgare* et *H. hexastichum*, et a trouvé aussi 7 chromosomes (*n*). En 1924 **Kihara** a confirmé les chiffres ci-dessus. En 1925, paraissent presque en même temps quatre publications, un peu plus détaillées, sur le même sujet. **Stolze** (1925) a confirmé les nombres précédents et ajouté encore

deux chiffres pour les espèces sauvages *H. spontaneum* et *H. murinum*, qui possèdent 14 chromosomes dans les cellules somatiques.

Griffiee (1925), outre les espèces connues a donné le chiffre de 14 pour les chromosomes somatiques de *H. deficiens* et sur les photographies qu'il présente on voit des satellites attachés aux chromosomes.

Tanzi (1925) a vérifié les nombres des chromosomes chez les espèces déjà étudiées et s'est en outre occupé de certaines espèces sauvages, *H. nodosum*, *H. pussillum*, *H. caespitosum*, *H. jubatum*, *H. gussoneanum* et *H. maritimum*, qui possèdent d'après lui 14 chromosomes ($2n$); l'auteur fait des réserves pour le nombre des quatre dernières de ces espèces, chez lesquelles il n'a pas vu de mitoses nettes; il s'excuse en disant qu'il ne répond pas de l'exactitude de ses numérations.

Mlle **Emme** (1924¹ et 1925) a étudié 37 variétés appartenant à presque toutes les espèces cultivées de *Hordeum* et provenant de plusieurs pays. Dans ses recherches elle s'était préoccupée de voir si les caryotypes de tous les Orges sont identiques et elle a constaté que toutes les espèces ne diffèrent pas au point de vue nombre des chromosomes, mais elles sont différentes en ce qui concerne le nombre de satellites dont nous nous occuperons plus loin.

Aase et Powers (1926) ont trouvé pour la première fois des espèces de *Hordeum* à plus de 7 chromosomes (n), cela chez *H. murinum* et *H. jubatum*, qui en possèdent 14 dans les divisions réductrices.

Donc le chiffre 14 (n) dans *H. murinum* donné par **Aase et Powers** ne coïncide pas avec le chiffre (7) donné à cette espèce par **Stolze et Tanzi**. Et aussi le chiffre (14) donné à *H. jubatum* par **Aase et Powers** ne correspond pas aux données de **Tanzi**.

De Litardière (1926) s'est occupé de la phylogénie de quelques Orges sauvages et il a compté les chromosomes somatiques qui sont au nombre de 14 ($2n$) chez *H. marinum* et chez *H. Pavisi* et de 28 chez *H. secalinum*. Néanmoins la quantité de chromatine contenue dans les cellules de ces espèces est plus ou moins égale, puisque

1. Ce premier travail (de 1924) étant en russe est resté inconnu.

les 28 chromosomes de *H. secalinum* « paraissent beaucoup plus grêles » que les 14 des autres espèces.

Kagawa (1929) s'occupant de la phylogénie des céréales a compté aussi 28 chromosomes ($2n$) chez *H. jubatum*¹. Et il décrit aussi les constrictiones chez les chromosomes de *H. distichum* et a mesuré la longueur de chromosomes chez ces deux espèces en trouvant pour *H. distichum* 4,14 — 8,41 μ et pour *H. jubatum* 3,88 — 7,85 μ , « so that it may be said that the chromosome set of tetraploid *H. jubatum* is not the reduplication of a set morphologically similar to that of diploid *H. distichon* ».

Et c'est d'autant plus vrai que les cellules de *H. distichum* sont plus grandes que celles de *H. jubatum*. Il suppose que *H. jubatum* n'est pas une espèce auto-tétraploïde, c'est-à-dire provenant de la duplication d'une garniture chromosomique semblable morphologiquement à celle de *H. distichum*.

La liste des espèces (sans noter ici les sous-espèces, les variétés et les hybrides) du genre *Hordeum* et leur nombre des chromosomes ($2n$) étudiées par plusieurs cytologistes jusqu'ici est donc la suivante :

<i>Hordeum distichum</i>	14 — Nakao 1911, Kihara 1924, Stolze 1925, Tanzi 1925, Emme 1925, Griffée 1925.
— <i>vulgare</i>	14 — Ubisch 1921, Kihara 1924, Tanzi 1925, Emme 1925, Griffée 1925, Aase et Powers 1926.
— <i>hexastichum</i>	14 — Ubisch 1921, Kihara 1924, Emme 1925.
— <i>intermedium</i>	14 — Tanzi 1925, Griffée 1925.
— <i>deficiens</i>	14 — Griffée 1925, Emme 1925.
— <i>spontaneum</i>	14 — Stolze 1925, Tanzi 1925, Aase et Powers 1926.
— <i>murinum</i>	14 — Stolze 1925, Tanzi 1925.
— <i>murinum</i>	28 — Aase et Powers 1926.
— <i>nodosum</i>	14 — Stolze 1925, Tanzi 1925.
— <i>pussillum</i>	14 — Tanzi 1925.
— <i>coespitosum</i>	14 — — 1925.
— <i>jubatum</i>	14 — — 1925.
— <i>jubatum</i>	28 — Aase et Powers 1926, Avdulow 1928, Kagawa 1929.
— <i>gussoneanum</i>	14 — Tanzi 1925.
— <i>maritimum</i>	14 — — 1925.
— <i>marinum</i>	14 — de Litardière 1926.
— <i>Pavisi</i>	14 — — 1926.
— <i>secalinum</i>	28 — — 1926.

1. Avdulow (1928) aurait complété aussi 28 ($2n$) chromosomes chez *H. jubatum* (communiqué aimablement par M. de Litardière).

2° Observations personnelles.

D'après nos observations personnelles les nombres de chromosomes dans les cellules somatiques et celui des satellites sont les suivants (par ordre alphabétique) :

ORGES CULTIVÉES

	Nombre de chromosomes.	Nombre de satellites.
<i>H. cornutum</i> hort. Vilmorin	14	2
<i>H. distichum</i> hort. Vilmorin	14	2
— <i>nutans</i> α var. <i>Princess of Svalöf</i>	14	2
— — β var. <i>Issoudun</i>	14	2
— — <i>spontanaceum</i> hort. Vilmorin.	14	2
<i>H. erectum</i> var. <i>Goldthorpe</i>	14	2
<i>H. hexastichum</i>	14	2
— <i>trifurcatum album monstuosum</i> hort. Vil- morin	14	2
<i>H. nigrum</i>	14	2
<i>H. nudiramulosum</i> hort. Vilmorin	14	2
<i>H. nudum</i>	14	2
<i>H. tetrastichum</i>	14	2
<i>H. thyrsiodeum</i> hort. Vilmorin	14	2
<i>H. vulgare Branching</i> hort. Vilmorin (à chaumes ra- mifiés)	14	2
<i>H. vulgare</i> Escourgeon d'Algérie	14	2
<i>H. zeocritum</i>	14	2
<i>H. nigrescens</i> $\times$ <i>trifurcatum</i> hort. Vilmorin.	14	2
<i>H. nigrum</i> $\times$ <i>trifurcatum</i> hort. Vilmorin.	14	2
<i>H. Steudeli</i> $\times$ <i>trifurcatum</i> hort. Vilmorin.	14	2

ORGES SAUVAGES

<i>H. maritimum</i> With	14	?
<i>H. murinum</i> Linn	14	0
<i>H. bulbosum</i> Linn	28	?
<i>H. secalinum</i> Scheb	28	?

Donc les espèces, sous-espèces, variétés et hybrides des *Orges cultivées* ont toutes 14 chromosomes ($2n$); les espèces sauvages possèdent 14 et 28 chromosomes.

Il n'y a par conséquent pas de contradictions en ce qui concerne le chiffre de chromosomes entre nos observations et les observations précédentes pour les espèces et variétés des *Orges cultivées*. Nous ajoutons en plus quelques sous-espèces et hybrides qui n'ont pas été étudiés jusqu'ici et qui ont aussi 14 chromosomes.

Nous y joignons des espèces sauvages dont une à 28 chromosomes (*H. bulbosum*) non étudiée jusqu'ici, 2 autres (*H. maritimum* et

H. murinum) à 14 chromosomes et une (*H. secalinum*) à 28 chromosomes, étudiées par divers auteurs.

Pour la première (*H. maritimum*) **Tanzi** a donné 14 chromosomes ($2n$), mais sans être sûr de l'exactitude du fait; tandis que pour la seconde (*H. murinum*), les résultats ne coïncident pas : nous avons trouvé 14 chromosomes ($2n$), c'est-à-dire le même chiffre trouvé par **Tanzi et Stolze**, tandis que **Aase et Powers** indiquent 28 chromosomes ($2n$). Enfin, dans *H. secalinum* de **Litardière** et nous avons compté le même nombre de (28) chromosomes.

Pour voir quelles relations il peut y avoir entre les divers caryo-



FIG. I. — Lots chromosomiques d'*Hordeum hexastichum*.

A) Métaphase à 14 chromosomes, dont deux, à la périphérie de la plaque équatoriale, sont porteurs de satellites; les extrémités de 4 chromosomes du centre, étant tournées vers l'observateur, sont représentées schématiquement par des cercles noirs.

B) Extrémités des 14 chromosomes anaphasiques vues du pôle.

types d'*Hordeum* (en vue d'établir la parenté phylogénique entre les espèces) nous avons étudié minutieusement la forme des chromosomes, leurs particularités et leur taille.

La forme des chromosomes chez toutes les Orges est la même, à l'exception de 2 hétérochromosomes somatiques chez les espèces cultivées. Ils ont l'aspect de V ou de U dont les deux branches sont d'égale longueur et présentent souvent des constriction médianes au point d'attache sur le fuseau achromatique.

La longueur d'un chromosome varie le plus souvent entre 7 et 8 μ , mais parfois les variations sont plus grandes; les plus longs chromosomes se rencontrent chez *H. giganteum* et *H. murinum*.

Le calibre des chromosomes chez les Orges cultivées est sensiblement plus grand que chez les Orges sauvages. La quantité de chro-

matine d'un noyau est approximativement la même dans toutes les espèces de culture, tandis que les espèces sauvages sont moins riches en cette substance; ici on peut noter que la garniture de *H. bulbosum* (28 chromosomes) renferme une quantité de chromatine qui s'approche de celle des Orges cultivées (14 chromosomes). Le noyau de *H. secalinum* (28 chromosomes) paraît donner un volume total de chromatine moins grand que les noyaux des espèces cultivées et de *H. bulbosum*, et ce sont les Orges sauvages à 14 chromosomes qui sont les plus pauvres en chromatine.

En relation avec cette plus grande richesse en chromatine des Orges cultivées, on peut noter que les cellules et les noyaux de ces espèces sont pareillement plus grands que ceux d'es espèces sauvages.

C'est **Boveri** qui par ses remarquables expériences sur les œufs de *Parechinus microtuberculatus* a prouvé le premier qu'il y a un rapport direct entre la quantité de substance chromatique et les volumes des noyaux et des cellules; il a établi certaines lois dans ce sens. Seulement ces lois ne sont pas applicables quand il s'agit de comparer les cellules des espèces très éloignées les unes des autres.

Comme on le voit, dans le cas des Orges, la multiplication des chromosomes n'est pas nécessairement suivie ni par l'enrichissement des noyaux polyploïdes en substance chromatique, ni par l'augmentation des dimensions des cellules : les lots chromosomiques à 14 chromosomes des Orges cultivées donnent au total une masse de chromatine plus grande que les lots à 28 chromosomes de certaines Orges sauvages. Les volumes des noyaux et des cellules sont donc sous la dépendance de la quantité totale de la substance chromatique et non pas sous celle du nombre des chromosomes.

Quant au rapport entre la polyploïdie et le gigantisme (souvent constaté chez les animaux et les végétaux), nous le retrouvons chez *H. bulbosum* où il est dû également à l'influence du noyau tétraploïde; cette plante en vérité présente une taille très grande vis-à-vis des autres espèces perennantes avec lesquelles elle peut être comparée; elle a un épi très long et riche en épillets, elle pousse au printemps plus rapidement que toutes les espèces cultivées et sauvages, elle a une végétation si exubérante, donne une masse végétative tellement grande que dans certains pays on la cultive comme plante fourragère.

Cependant *H. secalinum* qui est aussi tétraploïde se présente avec une taille moyenne. L'influence du noyau polyploïde cesse donc de se manifester quand ses chromosomes étant plus grêles donnent en somme peu de chromatine.

En ce qui concerne les Orges sauvages à 14 chromosomes de petit calibre, celles-ci étant les plus pauvres en chromatines sont aussi les plus pauvres au point de vue de leur port.

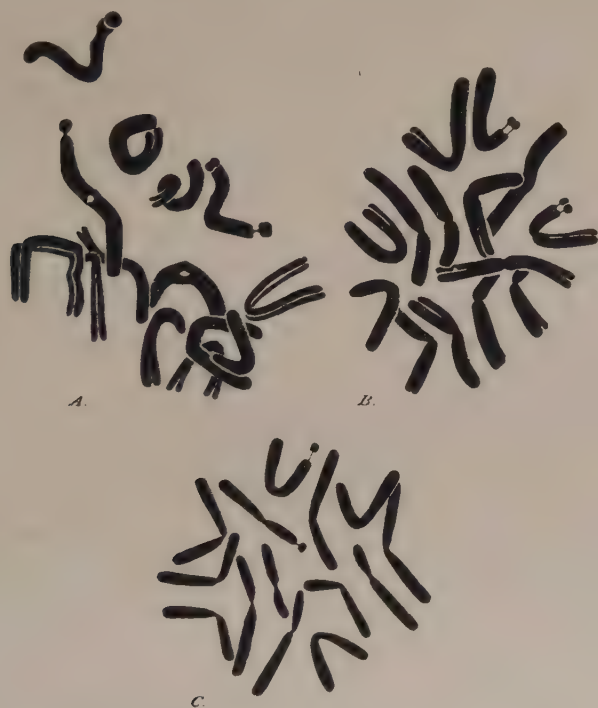


FIG. II. — Métaphases de diverses Orges (vue polaire).

A) *Hordeum cornutum* hort. Vilmorin. — B) *H. distichum erectum*, var. Goldthorpe. — C) *H. distichum nutans*, var. Prinzess of Svalof.

Cette question de l'interrelation entre le nombre des chromosomes, la quantité de substance chromatique, les volumes des noyaux et des cellules ainsi que le port de la plante, est plus compliquée qu'on ne le croit.

Actuellement, avec les données que nous avons, il est permis d'envisager plusieurs sortes de rapports entre ces divers éléments. Ainsi on peut admettre les rapports suivants :

1° L'accroissement du nombre des chromosomes détermine une augmentation de la taille des organes, exemple : *Solanum* (**Winkler**), les Mousses (**Marchal**), certains *Oenothera* (**de Vries**);

2° La multiplication des chromosomes n'entraîne pas l'augmentation du volume des cellules, mais l'énergie de leur production est accrue, il en résulte une augmentation de leur nombre et par suite un accroissement de la taille de l'individu (travaux de **Tischler**, de **Delaunay**);

3° Les cellules polyploïdes deviennent plus grandes, mais leur nombre diminue proportionnellement (larves de *Parechinus*, **Boveri**), parce que « le doublement de la substance chromatique n'a pas été suivi d'une augmentation équivalente des substances cytoplasmiques » (**Artom**, 1928);

4° Les cellules riches en chromatine sont plus grandes, mais leur activité de croissance est considérablement réduite; la morphogénèse de l'individu est frappée de bonne heure d'une prédétermination numérique des cellules, son corps étant édifié par un petit nombre des cellules, est d'une taille inférieure à celle du type commun (*Oenothera gigas-nanella*); enfin;

5° Ni le volume, ni l'énergie de multiplication des cellules polyploïdes n'augmentent (*Hordeum secalinum* par rapport aux Orges cultivées).

L'interprétation de tous ces cas est parfois très difficile, ainsi il n'y a pas lieu d'être surpris s'il règne une certaine confusion en Biologie dans la façon d'expliquer le rôle morphogène du noyau ou des chromosomes.

Le plus souvent dans les discussions on ne tient compte que du nombre des chromosomes, cependant comme nous voyons dans le cas des Orges, ce n'est pas ce nombre, mais la quantité de substance chromatique qui est en relation directe avec le volume des cellules et le port de la plante. Evidemment, le nombre des chromosomes est presque toujours proportionnel à la quantité de substance chromatique du noyau, mais le cas des Orges paraît être une contradiction, cependant explicable, quand on tient compte du volume des chromosomes.

La polypléidie peut avoir des origines diverses (juxtaposition des garnitures chromosomiques; fragmentation des chromosomes, caryo-

cinèse sans cytokinèse, fusion, etc.) et donc des conséquences diverses sur la cellule et sur la morphogenèse des végétaux.

3^o *Interprétation phylogénétique du nombre des chromosomes.*

Les données caryologiques ont été beaucoup utilisées pour expliquer la phylogénie des espèces de plantes cultivées. On a constaté que les races les plus primitives de *Triticum*, *Avena*, *Festuca*, *Fragaria* qui possèdent un petit nombre de chromosomes peuplent les aires les plus étroites, tandis que les races jeunes qui possèdent le nombre maximum de chromosomes sont plus polymorphes et occupent des aires plus larges. La tendance des formes jeunes à s'étendre s'explique par leur plus grande vitalité. Les débuts de la culture des blés diploïdes remontent au néolithique; les races tétraploïdes caractérisent la civilisation égyptienne et plus tard encore (civilisation gréco-romaine) on voit apparaître des nouvelles races tétraploïdes et des races hexaploïdes. Ainsi les formes à nombreux chromosomes sont les plus importantes au point de vue économique, et il en va de même pour l'avoine, dont les races à 7 chromosomes sont inutilisables, tandis que celles à 21 chromosomes, sont cultivées.

L'*Hordeum* semble en apparence faire exception à la règle, car on cultive les espèces à 14 chromosomes et non pas celles à 28. Néanmoins cela n'invalide en rien l'explication phylogénétique des genres ci-dessus et de beaucoup d'autres encore, car aux espèces sauvages d'Orges tétraploïdes on n'a jamais attribué le rôle d'ancêtre des espèces diploïdes cultivées. Ce sont deux lignées différentes et parallèles qui pourraient avoir la même souche mais qui sont indépendantes l'une de l'autre.

L'Orge est la plus vieille plante de culture, mais la moins connue au point de vue phylogénétique.

Dernièrement **Regel** (1917) et **Vavilov** (1917 et 1925) se sont occupés de cette question, mais ils ne sont pas d'accord sur tous les points.

On admet d'habitude que les ancêtres des Orges cultivées à 2 rangs sont *Hordeum spontaneum* Kock et *H. ithaburense* Boissier.

Regel considère comme ancêtres des espèces à 6 rangs plus

vieilles en culture que les précédentes, les orges sauvages à 4 rangs : *H. hibernaculatum* R. Regel et *H. hibernans* R. Regel. Or ces espèces n'ont pas été étudiées au point de vue des chromosomes; on sait seulement que *H. spontaneum* en possède 14 ($2n$) comme les espèces cultivées et morphologiquement il diffère très peu des Orges cultivées à 2 rangs.

Vavilov (1917) n'est pas de l'avis de **Regel** et dit que nous n'avons pas suffisamment de données qui nous permettent d'avoir un jugement sur l'origine des Orges cultivées pour cela, « le temps n'est pas encore venu; il faut travailler encore beaucoup ».

Les divergences d'opinion qui mettent aux prises **Vavilov** et **Regel** se retrouvent chez beaucoup d'autres botanistes et généticiens. Les savants qui se sont occupés des Orges et que nous avons consultés verbalement ou par lettres, nous ont répondu différemment; les uns, comme M. **Blaringhem**, nous ont dit que les Orges sauvages n'ont rien de commun avec les vraies Orges et que c'est par erreur qu'on les classe dans les *Hordeum*, d'autres comme **de Litardière** soutiennent qu'il faut les laisser comme *Hordeum*, enfin il y a des partisans d'une exclusion partielle de ce genre de certaines Orges sauvages.

Quant à l'origine de la tétraploïdie de *H. bulbosum* et de *H. secalinum* nous avons des motifs de croire qu'elle provient d'une suppression de la réduction chromatique. On connaît beaucoup de cas analogues. **Sakamura**, cite celui où une brusque chute de neige, entraînant un abaissement rapide de la température, a causé la formation de grains de pollen hyperploïdes et hypoploïdes chez *Vicia faba*, qui se trouvait encore en culture dans les champs. **Belling** cite un cas également où un refroidissement subit de l'atmosphère a provoqué la formation de beaucoup de gamètes polyploïdes chez *Stizolobium*. **Rybin** (1927b) a obtenu la formation de gamètes diploïdes chez *Nicotiana tabacum* sous l'influence du froid; **Belling** et **Blackeslee** ont également obtenu dans les mêmes conditions des branches tétraploïdes sur des pieds de *Datura* diploïde, et **Belling** chez *Uvularia* a provoqué des variations du nombre des chromosomes et des noyaux polyploïdes en soumettant cette plante à une température basse pendant la nuit; il insiste sur ce fait que la suppression de la réduction chromatique causée

par le froid se produit surtout chez les plantes des pays chauds.

Or, justement les espèces tétraploïdes d'*Hordeum* sont originaires des pays chauds, et sont perennantes; vivant dans les champs et s'y trouvant pendant les saisons froides elles sont soumises à l'action d'abaissements brusques de température.

Mme **Sveshnikova** constate aussi que les espèces polyploïdes de *Vicia* se rencontrent seulement parmi celles qui sont vivaces et par conséquent exposées aux rigueurs du froid.

On ne peut pas expliquer cette polyplodie par la fragmentation des chromosomes, car ceux-ci sont de même taille chez les espèces di- et tétraploïdes, non plus par l'hybridation, car l'hybridation entre les espèces diploïdes réussit très aisément sans donner naissance à la polyplodie. Nous ne pouvons non plus admettre l'hypothèse de deux clivages successifs sans cytotcinèse parce que nous n'avons pas vu de figures qui pourraient suggérer cette hypothèse.

B. — NUCLÉOLES

Dans la cellule au repos on observe un noyau porteur de 1, 2 ou 3 (très rarement 4) *nucléoles*, et très souvent, dans l'auréole périnucléolaire, de très petits corps ou *granulations chromatiques* (fig. III), qui, dans la plupart des cas, sont au nombre de 2.

Ces deux sortes de corpuscules : nucléoles et granulations chromatiques sont constitués par des substances de nature différente. Les premiers, d'après **Wilson**, sont oxyphiles comme le cytoplasme, et il les appelle nucléoles vrais ou plasmosomes; les seconds, au contraire, sont basophiles comme les chromosomes et désignés sous le nom de caryosomes, par cet auteur. Cette question de la nature et du rôle des nucléoles mérite d'être étudiée de près, car les cytologistes qui s'en sont occupés ne sont pas d'accord sur plusieurs points.

Strasburger admet que les nucléoles constituent une réserve de substances chromatique et achromatique. **Nemec** trouve que le nucléole provient de la résorption des fibres du fuseau achromatique. **Van Camp** (1924) dit que « l'élément nucléolaire comporte une matière acidophile, qui n'est pas la chromatine ».

D'après lui cette matière nucléolaire se déverse sur les chromosomes pendant la formation de ceux-ci et perd son caractère acide, et après le tassement polaire les chromosomes se débarrassent de cette matière, qui étant devenue libre donne les nucléoles. **Wager** trouve aussi que le nucléole contribue à la formation des chromosomes. **Rohde et Carnoy** supposent que les nucléoles sont en liaison génétique avec les filaments chromatiques. **Levi, Marinnesco**, etc., disent que les nucléoles sont composés de 2 substances : une basophile et l'autre oxyphile, la première n'est autre chose que de la chromatine, pendant la caryocinèse elle participe à la formation des chromosomes, tandis que la substance oxyphile du noyau et du nucléole sert à la constitution du fuseau achromatique.

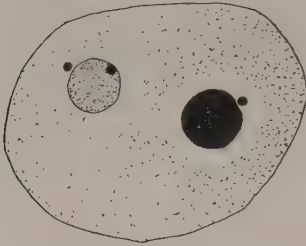


FIG. III. — Noyau d'*Hordeum bulbosum* montrant deux nucléoles et trois granulations chromatiques dans les auréoles périnucléolaires.

Schurhoff soutient que les nucléoles contiennent une substance de réserve, qui participe à la formation des chromosomes, la chromatinité des nucléoles diminue progressivement au cours de la méiose.

Arthur Mayer, Lundegardh et von Schustow disent que les nucléoles n'ont pas de rapports génétiques avec les chromosomes. **De Litardière** écrit : « les nucléoles proviennent des chromosomes », et il admet que ces organoïdes contiennent deux substances, dont une est la chromatine. **Lenoir** soutient que la substance des nucléoles passe dans le filament spirématique.

Dogiel (1925) qui s'est beaucoup occupé de cette question (cellules animales) distingue des nucléoles principaux qui contiennent deux substances liées entre elle plus ou moins intimement et qui se séparent aisément l'une de l'autre ; selon lui, les nucléoles peuvent être riches ou pauvres en substance basophile. D'après cet auteur les granulations chromatiques, nommées par lui paranucléoles se colorent différemment des nucléoles principaux. **Montgomery, Harcker, Obst**, etc., prétendent aussi que les paranucléoles ont une constitution différente des nucléoles principaux et que ces organoïdes se colorent différemment. Les granulations chromatiques

sont appelées, par **Montgomery**, nucléoles chromatiques. **Heidenhein** et **Dogiel** considèrent qu'il ne faut pas faire de distinctions entre ces deux sortes de nucléoles en se basant seulement sur leur taille; il y a lieu d'établir cette distinction quand ils se colorent différemment.

Nos nombreuses préparations colorées par l'hématoxyline et par la méthode de Volkonsky (double coloration) nous ont permis de distinguer facilement les nucléoles et les granulations chromatiques. Ces dernières se colorent toujours comme les chromosomes et le réseau chromatique, en noir par l'hématoxyline et en bleu par la méthode Volkonsky; ils retiennent le colorant aussi longtemps que les chromosomes et se décolorent en même temps que ceux-ci; *il n'y a donc aucune différence entre les réactions des granulations et celles des autres constituants chromatiques*, les uns et les autres sont basophiles ainsi que le prouve leur coloration. *Les volume de ces petits nucléoles chromatiques est très variable, leur nombre également, leur présence n'est pas constante.*

Les colorations donnent d'autres résultats quand il s'agit des nucléoles (vrais nucléoles). Ceux-ci chez les espèces d'*Hordeum*, se comportent parfois comme la chromatine, mais le plus souvent donnent des réactions comparables à celles du cytoplasme. Dans les préparations d'objets fixés par le liquide de Navachine et colorés par l'hématoxyline ferrique les nucléoles, à une différenciation peu prolongée, se décolorent, alors que les chromosomes, le réseau chromatique et les granulations chromatiques, sont encore complètement teints en noir; dans les objets fixés par le liquide de Helly et colorés à l'hématoxyline, ce sont d'abord les chromosomes et le réseau chromatique qui se décolorent les premiers et ensuite les nucléoles. Dans les préparations fixées par le liquide de Helly et colorées par la méthode Volkonsky les nucléoles sont rouges comme le cytoplasma, ils sont donc oxyphiles. Les images qu'on voit chez *Hordeum* après la double coloration sont analogues aux dessins que **Dogiel**, **Milovidov** (1928 a, 1928 b), etc., ont donné pour les cellules végétales et animales. Mais le nucléole n'offre pas toujours cette réaction, ainsi que nous l'avons dit, il se comporte parfois comme la chromatine et c'est justement au début de la prophase, au moment de la formation des chromosomes

qui l'entourent et le touchent. Les figures donnent l'impression nette que le *nucléole*, à ce stade, *contient de la chromatine et qu'il la déverse sur les chromosomes en formation*.

C. — ÉVOLUTION NUCLÉAIRE

Comme on l'a déjà signalé dans la partie historique qui précède, les savants qui se sont occupés jusqu'ici de la caryologie du genre *Hordeum* se sont surtout attachés à faire la numération des chromosomes sans se préoccuper de leur évolution cependant intéressante.

Nous allons consacrer les lignes qui vont suivre à donner un résumé de cette évolution et nous prendrons pour type l'*H. distichum*. L'effet de quelques variations que nous signalons au passage et qui se rapportent aux autres espèces sont minimes et le schéma suivant peut être considéré comme général.

A l'*interphase* le réseau est réparti dans la cavité du noyau d'une manière égale; ses travées sont denses et bien visibles.

A ce sujet, quelques cytologistes soutiennent une opinion différente, d'après eux le contenu du noyau au repos serait homogène et les chromosomes se formeraient par précipitation de ce contenu.

Chez les Orges sauvages le noyau est du type distinctement « granuleux », sans anastomoses intergranulaires, comme il s'en présente chez les Orges cultivées. Chez celles-ci les anastomoses et les grains chromatiques donnent l'aspect d'une structure réticulée-granulaire au noyau interphasique. L'existence réelle d'une telle structure a été vérifiée (outre **Guilliermond**), à l'aide d'observations vitales, chez les Graminées par **Martens** (1929) et chez *Hyacinthus* et *Vicia* par **Eichhorn** (1928), qui a dénommé cette structure « un fin réticulum granuleux ».

A la *prophase* les *chromosomes* prennent naissance; ils se forment aux dépens du réticulum, dont les grains et les anastomoses intergranulaires diminuent à mesure que les chromosomes se différencient, et quand ceux-ci ont atteint leur développement complet, on ne trouve plus trace du réticulum; **Martens** (1929) a observé le même phénomène sur le vivant chez *Tradescantia* et *Arrhenatherum*.

Au début de cette phase (fig. IV) quelques travées du réseau s'accroissant, deviennent des filaments zigzagant groupés dès le début par deux dont les moitiés s'enroulent l'une autour de l'autre en spirale assez lâche; coupés transversalement ils donnent l'impression de tubes vides. Ces paires de boucles sont d'abord très minces, elles sont encore anastomosées avec le reste du réseau, elles peuvent toucher, par une de leurs extrémités, au nucléole, puis elles s'épaississent graduellement, se raccourcissent et les deux moitiés de rubans s'approchant l'une de l'autre plus intimement, se chargent de la chromatine du réticulum et probablement du nucléole. Le



FIG. IV. — Début de prophase chez *Hordeum nudiramulosum*.

a) boucles entourées par des anastomoses interchromosomiques; b et c) boucles chromosomiques doubles (vues de profil) à un stade plus avancé; d) boucles au même stade, dont les moitiés sont enroulées en spirale l'une autour de l'autre, donnant (coupées transversalement) l'impression de tubes; e) stade plus avancé.

réseau s'épuise, le filament double pelotonné sur lui-même et plus ou moins continu perd son contact avec le nucléole dont la quantité de chromatine se réduit aussi graduellement. A ce moment les moitiés chromosomiques étant plus épaisses, la fente longitudinale qui les sépare devient peu à peu moins nette et même imperceptible (fig. V). Le filament se tronçonne en fragments plus ou moins égaux ou chromosomes; les nucléoles disparaissent, ainsi que la membrane nucléaire.

A la *métaphase* apparaît le fuseau achromatique et les chromosomes se disposent à l'équateur du noyau, de telle manière que

presque tous tournent leur apex vers le centre de la plaque équatoriale. Ici on distingue leur *forme de V ou de U*, on peut facilement les mesurer, les compter et voir leurs particularités. Chaque chromosome s'insère au fuseau par sa partie médiane, où l'on constate l'existence d'une constriction quand on regarde le chromosome de face, où une boutonnière losangiforme (fig. V, c) entre les deux moitiés longitudinales du chromosome quand on le regarde de profil. Cette boutonnière médiane paraît d'ailleurs exister depuis la fin de la prophase, seulement elle s'accroît ici graduellement en séparant

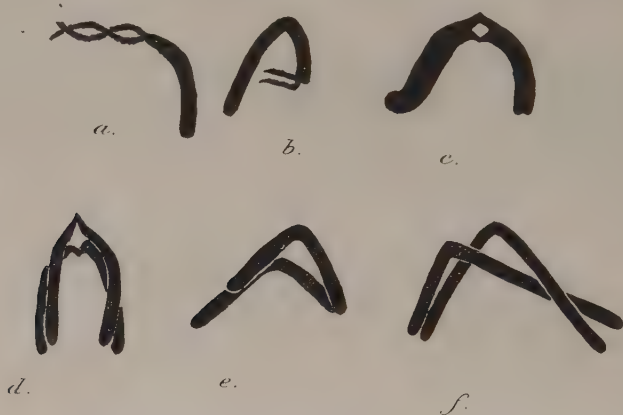


FIG. V. — Chromosomes isolés aux divers stades.

a et b) fin de prophase; c) chromosome métaphasique, montrant la boutonnière losangiforme; d et e) séparation des 2 chromosomes-fils en fin de métaphase.

peu à peu les deux moitiés du chromosome qui sont attirées vers les deux pôles opposés de la cellule.

A l'anaphase et à la télophase (fig. VI, VII et VIII) on n'aperçoit rien de spécial. Le fuseau achromatique est très peu visible, il est presque imperceptible. Mais après le tassement polaire quand les chromosomes se résorbent dans les deux noyaux-fils, on constate une polarité (planche I, fig. 1) de la chromatine qui est plus dense dans la partie opposée à la plaque cellulaire qui vient de séparer les deux cellules-filles. La résorption des chromosomes est graduelle. Au début on aperçoit encore les traces des chromosomes dont la chromatine se répand dans toute la cavité nucléaire; les nucléoles ne tardent pas à réapparaître. Cette polarité de la chromatine permet de distinguer à l'interphase les cellules qui viennent de se former

des cellules plus âgées, où cette polarité est moins accusée¹. C'est dans ces régions, centres de dispersion de la chromatine après le dernier tassement polaire, et où avaient subsisté encore quelque temps les traces des chromosomes, que les boucles des futurs chromosomes commencent à s'organiser. On a l'impression qu'il y persiste une sorte de squelette provenant des chromosomes désagrégés lors de la dernière division. Ce squelette paraît servir aussi à la reconstitution des nouveaux chromosomes. C'est encore dans cette région (pôle) où s'étaient tassés les anciens chromosomes, que les nouveaux commencent à se charger de chromatine.



FIG. VI, VII et VIII. — 3 télophases d'*Hordeum*.

Fig. 6, début de télophase; fig. 7, stade plus avancé; fig. 8, fin de télophase.

Cette polarité indique précisément dans quel sens la division a eu lieu, ce qui nous paraît important à connaître, et elle nous démontre que, le plus souvent, elle se produit dans le sens longitudinal de la racine ce que l'on constate sur des coupes longitudinales.

D. — SATELLITES.

1° *Revue des travaux parus sur les satellites trouvés chez diverses plantes.*

La question des satellites est une question très nouvelle et très discutée par les cytologistes car la nature et l'importance de ces corpuscules est encore très obscure.

1. Les cellules au repos définitif ne présentent aucune polarité.

Le Pr **S. Navachine**¹ père (1912 a) est le premier qui a décrit les satellites et leur a donné ce nom. Il les a découverts dans les cellules somatiques (racines) de *Galtonia candicans*. Il est nécessaire de citer textuellement ce qu'il a écrit à propos de ces corpuscules. « j'ai découvert dans deux (chromosomes) comme indice constant un petit corps rond qui semblait être suspendu par un filament très ténu à l'extrémité du chromosome dirigé vers le centre de la plaque équatoriale; comme ce corpuscule, d'après les réactions de coloration, ne diffère en rien du chromosome même, je le considère aussi comme un chromosome, ou à cause de son extrême petitesse comme une chromiole, et je l'appelle « satellite » (satelles) en vertu de sa relation avec le chromosome principal. »

Parmi les 16 chromosomes ($2n$) de *Galtonia candicans* 2 portent toujours des satellites et **Navachine** les rencontre aussi bien à la prophase, qu'à la méta- et à l'anaphase. Ces corpuscules et leur filament d'union se clivent de la même manière et au même moment que le chromosome. Plus loin il écrit : « Dans ce fait, (la division du satellite et son existence permanente) on est obligé de reconnaître une nouvelle preuve très visible de l'individualisation morphologique des chromosomes. » Il admet qu'à *Galtonia candicans* il faut attribuer 18 chromosomes et non pas 16, ces deux supplémentaires sont des chromosomes très petits ou satellites. Il appelle idiochromosomes les chromosomes porteurs des satellites qu'il désigne, en abrégé, par la lettre « X » et suppose que les satellites qu'il dénomme « μ » (pour souligner leur extrême ténuité) ont quelque rapport avec le sexe des plantes.

Un an après, **S. Navachine** (1927) reproduit une communication, présentée à un Congrès à Vienne en 1913 sur les satellites de *Galtonia* et quelques Monocotylédonées.

Il y parle encore des chromosomes « X », mais ne leur attribue plus aucun rôle dans la sexualité. En outre des satellites, **Navachine** décrit cette fois chez tous les chromosomes de *Galtonia* « des corpuscules dirigeants ou grains sensoriels » ou encore « anthènes » qui sont séparés de leurs chromosomes par une constriction peu profonde, et que plus tard il a dénommé « petites têtes de chromosomes ».

1. Ce nom peut s'écrire **Navashin** (en anglais) **Nawaschin** (en allemand).

Se basant sur ces données il distingue deux races de *Galtonia* : une symétrique avec de grands satellites et l'autre asymétrique avec un satellite petit et un grand. Dans les tissus différenciés, les satellites sont très proches du reste du chromosome, et disparaissent complètement dans les organes adultes; ainsi pendant la division de maturation on ne les voit pas parce qu'ils s'unissent avec le corps du chromosome, mais dans les divisions de grains de pollen en maturation, les satellites deviennent de nouveau visibles



FIG. IX. — Formes des satellites chez diverses plantes (Cliché de DELAUNAY 1929).

a) *Galtonia candicans* (d'après S. Navachine 1912, 1916); b) *Muscari tenuiflorum*, c) *M. longipes*, d) *M. argaei*, e) *M. polyanthum*, f et g) *M. latifolium*, h) *M. monstrosum* (d'après Delaunay 1915, 1926); i) *Ornithogalum narbonense*, j et k) *O. tempskyanum*, l) *O. oligophyllum*, m) *O. nanum* (d'après Delaunay 1925); n) *Crepis grandiflora*, o) *C. parviflora*, p) *C. capillaris*, q) *C. setosa*, r et s) *C. rubra* (d'après M. Navachine 1925-27); t) *Iris paradoxa* (d'après Delaunay 1927), u) *Bellevallia forniculata* (Delaunay 1922), v et w) *Colchicum umbrosum*, x et y) *Allium cepa*, z et ä) *Fritillaria imperialis* (d'après Taylor 1925-26), ü) *Ranunculus acris* (d'après H. Sorokina 1924-27 et Langlet 1927).

Les constrictions cinétiques sont indiquées par des traits.

sur les nucléoles; il n'y en a qu'un seul dans chaque noyau (garniture haploïde).

Les satellites sont toujours visibles sur les nucléoles au début de la prophase; c'est à la fin de ce stade que les chromosomes-X s'ap-

prochent du nucléole et dirigeant leurs filaments d'union vers les satellites, les agrippent à la façon d'un crochet ou d'un hameçon.

Dans les noyaux tétraploïdes de *Galtonia* il trouve 4 satellites. Chez *Muscari*, **Navachine** a vu aussi des satellites attachés aux chromosomes et situés sur le nucléole au début de la prophase.

Selon cet éminent cytologiste, les satellites sont des éléments chromosomiques imparfaits dépendant des chromosomes mais qui ont perdu certaines de leurs propriétés et conservent seulement la capacité de se diviser.

Tschernoyarov (1914) a décrit les satellites chez *Najas major*, il a constaté leur existence absolument permanente dans les mitoses successives à toutes les générations. Cette plante possède de petits et de grands satellites; les deux sortes se trouvent aussi bien chez les individus mâles que chez les individus femelles, ils paraissent ainsi n'avoir aucun rapport avec la sexualité. Dans les dessins de **Tschernoyarov** (1927) on ne voit ni les constriction médianes, ni les « petites têtes », et les satellites y sont de même diamètre que les chromosomes.

Delaunay (1922) décrivant les satellites de *Bellevalia* et *Muscari* émet l'hypothèse que ces corpuscules résulteraient de la réduction chromatique. Les grands chromosomes au cours des temps perdent peu à peu leur chromatine, ce qui se manifeste d'abord par l'apparition des constriction qui, en s'accroissant, donnent naissance aux satellites; ceux-ci à leur tour diminuent aussi graduellement et finissent par disparaître, ainsi le chromosome devient plus court et la plante porteur de cet élément perd certains caractères morphologiques. Il désigne par « chromosome-S » le chromosome porteur de satellite.

Newton (1924) étudie la même plante (*Galtonia*) que **S. Navachine**, mais arrive à d'autres conclusions que celui-ci : « The present investigation has led to conclusions différent from those of **Navaschin**, both as to pairing and as to the nature and importance of the structures called by him trabant chromosomes ». Il dit que les chromosomes de *Galtonia* présentent une constriction subterminale qui les sépare en 2 segments : un distal et l'autre proximal, celui-ci très court. La constriction même est « in fact a very fine non-chromatic thread » grâce à laquelle un chromosome peut être frag-

menté et donner naissance à 2 chromosomes plus courts; c'est là l'origine de l'aneuploïdie. D'après lui un satellite n'est autre chose qu'un petit segment accentué par une constriction plus profonde que celle que **Navachine** décrit entre le corps du chromosome et sa « petite tête ». Il suppose que les satellites sont en voie de disparition; il n'a pas vu les satellites sur le nucléole.

Taylor (1925a) a vu des petits satellites dans les méta- et anaphases des cellules somatiques de l'*Allium Cepa*. Chez *Cyrtanthus parviflorus* il décrit des constriction subterminales qui séparent des petits segments de même diamètre que le corps du chromosome; pour lui ce n'est pas un satellite. Chez *Gasteria* **Taylor** (1925b) trouve deux satellites attachés à la branche longue du chromosome, leurs filaments d'union se divisent à l'anaphase avant la division des satellites. Chez *Aloe arborescens* et *A. saponaria* une paire de grands chromosomes porte des satellites à leurs extrémités distales. Chez *Haworthia cymbiformis* certains chromosomes portent une constriction parfois suffisamment prononcée pour donner au corps terminal l'apparence d'un satellite. La même année (**Taylor**, 1925c) il écrit qu'un satellite est un petit corps attaché au chromosome par un filament aussi long ou même plus long que le diamètre du satellite lui-même et qu'un satellite n'est pas bien distinct d'une constriction: « They do not seem in some cases to be well marked off from constrictions ». Le même cytologiste (**Taylor** 1926) trouve chez *Allium Cepa* de rares satellites arrangés en « tandem ». Chez *Fritillaria imperialis*, « deux paires de chromosomes métagasiques portent des satellites distaux de différentes tailles ». *Abstroemeria braziliensis* possède de petits satellites proximaux. Les chromosomes porteurs des satellites sont dénommés par lui « heterochromosomes », mais néanmoins il ne trouve pas qu'il puisse être établi une distinction de valeur scientifique entre constriction et satellite.

Belling (1925c) décrit des satellites (sans employer ce terme) chez *Uvularia grandiflora*, dont deux chromosomes bivalents (grains de pollen) portent des « long segments by a fine thread ».

M. Navachine fils (1925b, 1925c, 1927a, 1927b) publie plusieurs travaux sur les satellites de *Crepis*. Il voit les mêmes images et le même comportement des satellites que son père chez *Galtonia*.

Il les trouve chez les espèces pures de *Crepis* et chez les hybrides de celles-ci. Dans les mitoses diploïdes il y a deux satellites, dans les noyaux triploïdes (chez les mutants triploïdes) il y en a trois, et 4 dans les mitoses tétraploïdes, enfin, dans les pentaploïdes, (mutants pentaploïdes) il y a en 5. Il a vu des dizaines de milliers de mitoses pourvues de satellites.

Ces corpuscules sont absolument permanents quant à leur nombre, leur taille et leur forme. Ils apparaissent accolés aux nucléoles au début de la prophase. Chez quelques hybrides des espèces de *Crepis* les satellites disparaissent, et les « petites têtes » des chromosomes porteurs de ceux-ci deviennent plus grandes aux dépens des satellites disparus.

M. Navachine (1925c) donne une liste de 63 plantes chez lesquelles on a découvert des satellites.

Baranov (1926) trouve 4 grands satellites et 12-16 petits dans les noyaux somatiques de *Drimiopsis maculata*. Ces satellites sont situés à la surface du nucléole dès le début de la prophase; ils disparaissent au moment de la formation des chromosomes. Pendant la division réductrice il les a observés dans le leptonema et au stade de synizésis.

Darlington (1926) a reconnu la présence de satellites chez *Hyacinthus orientalis*, *Bellevalia romana* et *Scilla nutans*. Ses observations concernant le rapport des satellites avec les nucléoles en repos sont en désaccord avec les faits décrits par **S. Navachine** et les autres cytologistes russes. Il dit en effet : « The phenomenon seems to be the result of a local discontinuity which occurs in different chromosomes at different positions-bisecting the chromosome or cutting off a minute element, which will form, in the contracted state, a satellite ». Les satellites sont parfois tellement petits qu'ils peuvent être soumis au mouvement brownien, ces corpuscules ne présentent rien de particulier : « I consider, therefore, that the satellite is the natural result of an extreme type of sub-terminal constriction ».

Mme **Senjaninova** (1926) a vu deux satellites de taille différente dans le noyau au repos de *Ranunculus acer*; ces corpuscules sont liés au nucléole par des filaments très minces, plus tard ils sont enlevés par une paire de chromosomes. Elle a trouvé des satellites dans les divisions réductrices et dans les télophases.

Un an après l'auteur (**Senjaninova**, 1927) a décelé la présence des satellites chez trois espèces de *Valeriana*.

Mlle **H. Sorokina** (1927a, 1927b, 1927c) étudie également les chromosomes de *Ranunculus acris*, où elle trouve aussi des satellites sur le nucléole à la prophase.

Elle considère comme fausse la conception de **Darlington** sur l'origine chromosomique des satellites. « Les satellites ont, écrit-elle, une origine différente... » et elle propose pour éviter des malentendus « de restreindre le mot « satellite » au phénomène qui se rapproche des satellites originaux de *Galtonia candicans* » décrits par **S. Navachine**.

En 1929 elle a publié de nouvelles recherches sur les satellites de quelques Renunculacées ; cette fois elle dit que le nombre et les dimensions des « nucléolosomes » (granulations chromatiques) du noyau sont invariables et que ces corpuscules doivent être interprétés « as true satellites », surtout chez *Ranunculus Chius* où « The identity of nucleolosomes with the satellites could be established ».

Mme **Sveshnikova** (1927) publie des travaux intéressants sur les chromosomes de *Vicia*, dont les 30 espèces renferment des chromosomes qui peuvent être classés en 4 groupes principaux : les deux premiers groupes ont les 2 branches de longueur inégale, le troisième groupe en possède une seule terminée par une « petite tête », dans le quatrième groupe les chromosomes sont pourvus de « petites têtes » et accompagnés de satellites. Entre les types donnés il existe tous les intermédiaires possibles et il est difficile parfois de distinguer une branche d'une « petite tête », et celle-ci d'un satellite, quand on compare les espèces entre elles. Mais ces éléments gardent leur forme, d'une manière constante, dans chaque espèce, ce qui a permis à l'auteur d'établir une clef dichotomique pour la détermination des espèces d'après les chromosomes. **Sveshnikova** conclut que dans le genre *Vicia* on trouve 2 processus d'évolution du noyau, l'un est la réduction chromatique (les chromosomes se raccourcissent par l'apparition de constriction qui donnent naissance aux satellites qui finissent par disparaître) liée à certains changements de la morphologie de la plante; l'autre est un processus contraire qui consiste dans l'augmentation de la masse chromosomique par polyploïdie.

Mme **Skalinska** et **Cuchtman** (1927) décrivent les satellites chez *Petunia*. Ces auteurs auraient vu des satellites attachés non pas aux extrémités des chromosomes mais en des points les plus divers de ces éléments, cela nous paraît tout à fait insoutenable.

De Mol (1927) décrit les chromosomes de *Hyacinthus orientalis* qui portent des constriction primaires au point d'insertion sur le fuseau et des constriction secondaires, dont certaines sont constantes. Les satellites d'après lui sont simplement des globules nucléolaires mis en liberté par le réticulum nucléaire et attachés aux chromosomes ou bien des constriction. « There exists probably a genetically determined relation between nucleoli and chromosomes which to our eyes principally finds its expression 1° in the conformity of the number of simple nucleoli and the number of permanent secondary constriction; 2° in the intimate contact between chromosomes and nucleoli during prophase; 3° in delivering nucleolar globules by the nuclear reticulum and 4° in the attachment of nucleolar globules to the chromosomes as « satellites ». Il dit que les chromosomes étant parfois en contact avec les nucléoles par l'effet de la fixation font adhérer à leurs extrémités des petits corps qui se trouvent dans les noyaux. « These satellites, pseudo-satellites may be, further show a not to be misjudged conformity with the globules which are secreted by the forming nuclear reticulum... »

Un an après **De Mol** (1928), en s'occupant de la même plante a constaté que les nucléoles sont toujours en nombre constant, deux dans les noyaux diploïdes, trois dans les noyaux triploïdes; il n'emploie même pas le mot « satellite » mais il parle des constriction et des « hiatus ».

Mme **O. Sorokina** (1928) décrit les satellites découverts par elle dans *Aegilops* dont l'aspect et le comportement n'ont rien de commun avec le phénomène décrit et soutenu par **S. Navachine**; les satellites d'*Aegilops* sont de petits segments séparés du chromosome par une constriction profonde, et il n'y a ni « petites têtes », ni pêche à l'hameçon », ni « attachement des satellites au nucléole ».

Delaunay (1929), reprenant ses études sur les satellites désigne sous le nom de « constriction cinétique » la constriction primaire

de **De Mol**; la constriction cinétique est le point d'attache au fuseau; d'autre part il appelle « constriction acinétique » celle que **De Mol**, **Belling** et **Darlington** ont dénommé « secondary constriction ». Il a vu des satellites chez *Muscari*, *Ornithogalum*, etc., et soutient que les petits satellites peuvent demeurer sur les nucléoles des prophases, ce qui ne se produit pas pour les grands. Il essaye de mettre au point les termes « satellites et constriction subterminales », chez les premiers on voit le filament d'union, tandis que chez les autres on ne le voit pas, bien que cette distinction se heurte à de grandes difficultés. Il ne sait pas si « les petites têtes » distales déterminées par les constriction acinétiques sont de même nature que les satellites.

Sprumont (1928) a fait un travail minutieux sur les satellites d'*Ornithogalum* pour élucider leur évolution, principalement dans la télo-, l'inter-, et la prophase. Mais dans toutes ces phases il n'a rien vu et à propos de la situation des satellites sur le nucléole, il conclue négativement : « Nous pensons donc qu'il s'agit simplement de petits fragments qui se détachent du nucléole ». La présence des satellites à la méta- et à l'anaphase, leur nombre et leur dimension sont constants chez *Ornithogalum narbonense*, *O. nutans* et *O. pyrenaicum*. Comme **Delaunay**, il désigne par « chromosome-S » le chromosome porteur de satellite, ce dernier selon lui n'est pas « artificiel », « seul le filament d'union pourrait paraître suspect ». Il conclut en disant : « Les satellites sont de valeur chromosomique. La signification de la constitution des chromosomes-S demeure fort obscure ».

Sprumont signale parfois la présence de petits corpuscules chromatiques (1 ou 2) accolés au nucléole à l'interphase; ces éléments pourraient être confondus avec des satellites interphasiques; mais l'auteur, à bonne raison, ne leur attribue aucune importance, puisqu'ils n'ont rien de commun avec les satellites des chromosomes; ces corpuscules sont de petits fragments détachés du nucléole.

Kuhn (1928) a fait d'intéressantes recherches chez les *Thalictrum* et a reconnu que toutes les espèces étudiées (37) possédaient des satellites; chez les espèces monoploïdes, il a observé une paire de satellites et il est d'avis que leur nombre croît proportionnellement à la multiplication des génômes.

Dans son travail il donne une liste importante de plantes qui possèdent des satellites. Cette liste empruntée en partie à **M. Nava-chine** constitue une source utile de bibliographie sur la question des satellites.

Plus tard le même auteur (**Kuhn**, 1929) a reconnu la présence de deux satellites chez *Capparis spinosa*.

Heitz (1928) trouve des satellites chez les espèces de *Pellia* et désigne les formes des chromosomes par des formules en se basant sur la symétrie qui existe entre les branches des chromosomes.

Il nie l'authenticité des satellites trouvés par **Delaunay** chez *Ornithogalum*. Un satellite pour lui n'est qu'un segment séparé du chromosome par une constriction ordinaire.

Jaretsky (1928) décèle des satellites dans des noyaux somatiques de *Rumex* et *Polygonum*.

Collins, Hollingshead et Avery (1929) dans l'hybride *Crepis artificialis* identifient les chromosomes des parents de cet hybride (*C. biennis* et *C. setosa*) d'après leurs satellites.

Simonet (1928, 1929) signale différents nombres (1-5) de satellites chez les espèces d'*Iris* dans les métaphases somatiques.

Eichhorn (1928) découvre, le premier, des satellites chez les Gymnospermes, dans les cellules somatiques de *Ginkgo biloba*. Ces satellites bien qu'extrêmement petits sont très nettement visibles ainsi que le filament à l'aide duquel ils sont appendus au chromosome. L'auteur écrit qu'il a vu ces satellites de la fin de la prophase jusqu'au début de la télophase.

Mme **Kachidze** (1929) donne une liste des espèces de *Dipsacus* de *Cephalaria*, de *Knautia*, de *Morina* et de *Pterocephalus* où elle a vu des satellites dans les noyaux haploïdes et diploïdes. Comme **Sveshnikova** elle établit toutes les transitions entre les branches courtes, les « petites têtes » et les satellites. Chez *Cephalaria rigida* il y a deux chromosomes qui portent deux petits satellites et deux autres chromosomes qui portent des appendices sous forme de satellites mais qui sont un peu plus grands ; elle trouve entre ces deux corpuscules une différence de comportement : les satellites sont situés sur les chromosomes ou sur le nucléole, tandis que les appendices ne se trouvent jamais sur le nucléole.

Avery (1929) décrit les chromosomes somatiques (18) de *Nico-*

tiana alata var. *grandiflora*, dont 4 ($2n$) sont porteurs de satellites qui sont attachés aux petites têtes déterminées par des constriction subterminales sur ces chromosomes.

Il a trouvé des mitoses à 22, 25, 26 chromosomes qui contenaient plus de 4 satellites. Dans les mitoses des plantes triploïdes à 27 chromosomes il a décelé la présence de 6 satellites, dans des métaphases somatiques tétraploïdes il en a compté 8.

Il a, en outre, étudié les méioses de ce *Nicotiana*, mais il n'y décrit pas de satellites.

Geitler (1929a et 1929b) s'est occupé récemment des chromosomes de *Crepis* et les résultats obtenus en ce qui concerne le nombre des satellites chez diverses espèces ne correspondent pas, pour certaines, avec les résultats obtenus par **Navachine** et par **Babcock**.

Geitler critique les méthodes de fixation de ces deux cytologistes, mais il ne dit pas si les satellites siègent oui ou non sur le nucléole à la prophase et à l'interphase.

Guilliermond (1929) dans une intéressante discussion sur la théorie chromosomique a soutenu récemment que la persistance invariable des satellites est une preuve de l'individualité et de la permanence des chromosomes dans les cinèses, donc « il y a dans la théorie chromosomique de l'hérédité une voie incontestablement très intéressante qu'on aurait le plus grand tort de négliger ».

Mangenot (1930) dans ses intéressantes « Données morphologiques sur la matière vivante » attribue aussi beaucoup d'importance aux satellites, « dont l'intérêt est peut-être considérable ».

Chez *Pisum sativum* les satellites ont été vus par Mme **Dombovskaya** (1924), Mme **Nicolaeva** et plus récemment par **Sverdrup** (1927).

Stevens (1910-1911) décrit les chromosomes chez *Anopheles punctipennis*, où il signale la présence constante des satellites (sans employer ce terme) attachés au « hetero-chromosomes », qui sont dépourvus de constriction médiane et de « tête »; c'est le seul animal chez lequel on a constaté jusqu'ici des satellites.

Chez l'*Hordeum* cultivé c'est Mlle **Emme** (1924 et 1925), la première, qui a découvert la présence de satellites, ceux-ci, chez certaines espèces, seraient d'après elle au nombre de 2 ($2n$), chez d'autres il serait unique et même pourrait faire complètement

défaut chez certaines Orges. Il y aurait donc des races aux noyaux symétriques (les Orges d'Asie) sans ou avec 2 satellites, et des races asymétriques (les Orges d'Afrique). Ces données lui ont fait supposer que les facteurs léthals seraient localisés dans les satellites.

Probablement sans connaître ce travail, **Griffie** (1925), étudiant les mitoses de *Hordeum*, écrit qu'il y a une petite portion près de l'extrémité de certains chromosomes qui ne se colore pas : « is a more or less definite area near the end of a chromosome which does not take the stain ». Sur les microphotographies des mitoses qu'il présente on distingue en effet des satellites.

2^o Observations personnelles.

Dans toutes les mitoses somatiques des *Orges cultivées* citées précédemment nous avons trouvé un nombre invariable de 14 chromosomes dont 2 (hétérochromosomes, chromosomes-S) sont porteurs de satellites. •

Pour les espèces sauvages nous ne pouvons affirmer s'il y a ou s'il n'y a pas de satellites.

La forme des satellites est peu variable; ils peuvent être cubiques, sphériques, ovales, allongés ou piriformes (fig. X). *Leurs dimensions sont assez constantes*. Le plus grand diamètre transversal d'un satellite est sensiblement égal au diamètre du chromosome-S qui le porte, tandis que sa longueur est plus ou moins égale à la distance qui le sépare du reste du chromosome-S. Le satellite est toujours situé dans le prolongement de celui-ci, auquel il est relié par un tractus minuscule — filament d'union. Les deux branches des chromosomes-S sont de longueur inégale; le satellite est toujours sur la branche courte; il continue celle-ci jusqu'au niveau de l'extrémité de la branche longue. Le filament d'union est à peine visible, souvent même on ne l'aperçoit pas du tout, ce qui peut être causé soit par l'effet du fixateur, soit par la nature (achromatique?) de ce lien qui prend difficilement le colorant.

Au milieu de chaque chromosome-S et autosome, on distingue une constriction primaire ou cinétique qui correspond au point d'insertion sur le fuseau (insertion médiane) et en plus, chez les chromosomes-S, une constriction secondaire acinétique ou subterminale, beaucoup plus profonde que la première et qui détermine le satellite.

Ces deux constriction sont très nettement visibles et absolument constantes à la métaphase. Celle de l'apex (constriction cinétique) paraît se former à la fin de la prophase, disparaître à l'anaphase, tandis que la constriction subterminale et le satellite qui en dérive étant très nets à la méta-et plus encore à l'anaphase¹, ne sont jamais visibles à la prophase et très rarement discernables à la télophase.

La division longitudinale des satellites est des plus nettes : on les voit se cliver en même temps que les chromosomes, dont les moitiés commencent à diverger par leur milieu, la disjonction s'achève quand leurs extrémités se séparent complètement l'une de l'autre; la division d'un chromosome-S finit donc par la séparation des satellites.

Le nombre des plantes qui possèdent des satellites est certainement plus élevé qu'on ne le croit et nous pensons avec d'autres cytologistes que si la liste des plantes à satellites est encore

relativement restreinte, la cause en est dans l'imperfection des techniques employées et d'autres difficultés.

Les conditions qui doivent se trouver réalisées pour discerner la présence des satellites sont les suivantes :

a) La différenciation doit être poussée (sous l'objectif à immersion) afin de débarrasser le filament d'union de l'excès de matière colorante;

b) Avoir un fond incolore (le liquide de Navachine satisfait parfaitement à cette condition);

c) Les chromosomes porteurs des satellites doivent être exacte-

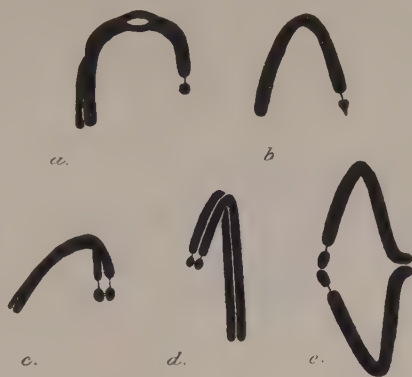


FIG. X. — Chromosomes-S avec des satellites chez *Hordeum*.

a) *H. thyrsoides*; b) *H. trifurcatum*; c) *H. distichum*; d) *H. hexastichum*; e) *H. hexastichum* (séparation de deux chromosomes-fils).

1. A ce stade nous avons vu un chromosome qui portait 2 satellites; **Sprumont** (1928) décrit un pareil cas chez *Ornithogalum*; mais cela doit être un pur hasard : ce chromosome porte son satellite et celui de son homologue.

ment perpendiculaires dans toute leur longueur à l'axe du microscope, c'est-à-dire qu'ils doivent être couchés dans le plan de la préparation, ce qui se présente très rarement;

d) Les chromosomes ne doivent pas se toucher, surtout ceux qui possèdent des satellites;

e) Les satellites ne doivent pas être détachés par une action brutale (choc, pression, courant d'eau);

f) On doit chercher la présence des satellites dans des anaphases (où ils se voient le plus facilement) mais il faut les compter à la

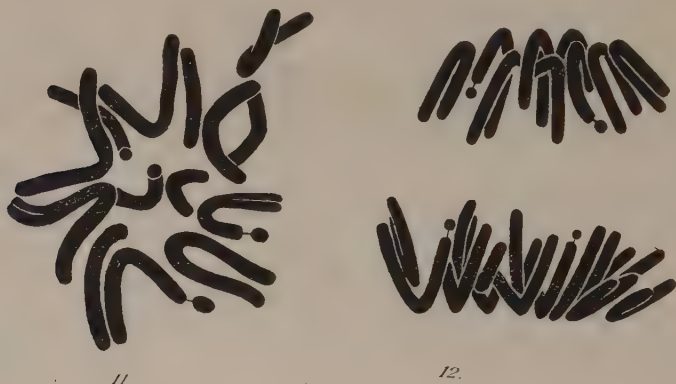


FIG. XI et XII.

Fig. XI, métaphase d'*Hordeum zeocritum* montrant 2 chromosomes-S porteurs de satellites;
fig. XII, couronnes anaphasiques d'*H. nudum*, dont chacune est pourvue de 2 satellites.

métaphase; les coupes longitudinales sont préférables pour la mise en évidence de ces éléments.

Les préparations qui remplissent toutes ces conditions sont extrêmement rares : chez *Hordeum*, par exemple sur une centaine de lames, on trouve 1 à 2 mitoses complètes avec les 14 chromosomes et les 2 satellites visibles dans tous leurs détails.

Nous pouvons signaler quelques petites différences, d'une constance douteuse, d'espèce à espèce, en ce qui concerne ces détails :

- Hordeum tetrastichum* : satellites allongés,
— *trifurcatum* : satellites piriformes,
— *nigrum* : satellites ovoïdes,
— *giganteum* : satellites volumineux,
— *thyrsodeum* : satellites très allongés,

3^o Discussion.

Tous les auteurs qui ont vu des satellites sont parfaitement d'accord quant à l'existence et à la persistance absolue de ces corpuscules dans toutes les mitoses successives des espèces où on les a découverts.

Il y a également unanimité chez les cytologistes pour affirmer que les satellites sont une preuve matérielle de l'existence, de la continuité et de l'individualité des chromosomes. Beaucoup supposent que les satellites témoignent d'une réduction chromatique graduelle au cours de la phylogénie des espèces et que ces corpuscules sont en voie de disparition. Telle est aussi notre opinion.

Mais, d'autre part, il règne une très grande divergence de vues en ce qui concerne leur nature, leur origine, et leur comportement.

La plupart des cytologistes n'y voient autre chose qu'un petit segment de chromosome séparé du reste par une constriction, **Sharp** (1926) entre autres les désigne ainsi : « Small terminal portions marked off from the rest of the chromosome by distinct constrictions are frequently referred to as satellites ». L'école de **Navachine** leur attribue une nature spéciale et les trouve à la périphérie des nucléoles, d'où les chromosomes-S les arrachent à la fin de la prophase.

D'après ces auteurs, ce comportement spécial (le séjour des satellites sur les nucléoles où ils subissent une sorte de maturation) constitue toute la distinction entre un vrai satellite et un simple segment chromosomique très voisins tous deux au point de vue morphologique, le segment à l'encontre du satellite ne subit que l'évolution ordinaire des chromosomes simples.

A cette manière de voir, nous pouvons répondre que **S. Navachine**, dans une des lettres à nous adressées en 1929 nous fait savoir que les plus beaux satellites s'observent dans la famille des *Liliacées*, particulièrement chez *Tulipa*, où ils offrent des figures excessivement belles surtout à l'anaphase; or il les a cherché en vain sur les nucléoles. Se basant sur ce fait que chez certaines plantes les satellites séjournent sur les nucléoles, tandis que chez d'autres ils ne siègent jamais sur eux **S. Navachine** propose de désigner les premiers sous le nom de satellites « genuini » et les seconds sous le

nom de satellites non typiques, c'est-à-dire qui ne subissent pas tous les changements du cycle évolutif des vrais satellites.

D'autres cytologistes (**Taylor**) pensent que les satellites sont en quelque sorte autonomes et enfin **De Mol** n'y voit que des globules nucléolaires adhérents aux chromosomes.

Les milliers de mitoses que nous avons observées dans les espèces cultivées de *Hordeum* ainsi que les préparations avec satellites faites sur d'autres végétaux que nous avons vues chez M. **Eichhorn** (Laboratoire du P^r **Guilliermond** à la Sorbonne), M. **Simonet** (Etablissements Vilmorin à Verrières-le-Buisson) et M. **Kuhn** (Laboratoire du P^r **Correns** à Dahlem-Berlin) nous ont conduit à affirmer qu'un satellite représente une extrémité d'un chromosome séparée du reste de cet élément par une constriction acinétique extrêmement profonde.

Un satellite et un segment subterminal plus grand, déterminé aussi par une constriction profonde, sont d'après nous, exactement de même nature, seulement il serait logique et commode pour la compréhension d'appeler « satellites » les segments dont la forme s'approche plus ou moins d'une sphère; tandis que pour un segment qui est quelquefois plus long que large, ce terme est impropre, d'autant plus que personne n'a jamais vu des longs satellites séjourner sur les nucléoles.

De toutes façons donc les satellites sont de simples segments. Quant au filament d'union, sa visibilité dépend soit de la perfection de la technique, soit du matériel qui peut se prêter bien ou mal à la mise en évidence de ce mince tractus. Mais l'existence du filament qui est niée par **Delaunay** pour les satellites de certaines espèces ne peut l'être sans nier en même temps l'existence du satellite lui-même, car cet élément, dont l'existence est indubitable, qui se trouve toujours dans la même position en égard au chromosome-S et qui subit la même évolution dans la cinèse, doit nécessairement être attaché au chromosome. Si ce lien n'était pas matériel et s'il s'agissait ici d'une attraction d'une autre nature entre le chromosome-S et son satellite, ce corpuscule serait, par analogie, un vrai satellite, comme on entend ce terme en astronomie; mais cela serait une simple vue de l'esprit. Nous soutenons donc qu'entre les chromosome-S et le satellite existe nécessairement un filament

d'union, extrêmement mince, qui peut être plus ou moins apparent sur les préparations fixées.

En ce qui concerne les satellites qui séjournent (?) à l'interphase et à la prophase, sur les nucléoles, fait qui, d'après **S. Navachine**, est justement la chose la plus intéressante et la plus importante, nous ne pouvons avoir une opinion ferme et étant sceptique, nous pouvons seulement émettre quelques suppositions.

En admettant qu'il y ait des satellites « genuini » placés sur les nucléoles à la prophase, il serait difficile de les déceler dans beaucoup de cas, car le spirème chromosomique entoure les nucléoles d'une telle manière que les satellites peuvent être très facilement cachés. Les granulations chromatiques que nous voyons autour des nucléoles au repos définitif et à l'interphase ne seraient-ils pas des satellites? ou les satellites qu'on décrit autour des nucléoles ne seraient-ils pas de simples granulations chromatiques¹? (Cela *nous paraît le plus plausible*). Une granulation étant un grain de chromatine ne pourrait-il pas s'attacher d'une manière spéciale à une extrémité de chromosome en vertu des mêmes forces qui font s'associer tous les grains de chromatine pour donner des chromosomes de formes précises. Cela ne nous paraît pas plus étonnant que les détails déjà connus sur l'évolution chromosomique.

Quand les chromosomes après la télophase se désagrègent en petits grains chromatiques, les satellites étant eux-mêmes et déjà des petits grains chromatiques, pourraient parfaitement, avec ou sans quelques changements, devenir des granulations plus volumineuses qui seraient toujours attirées dans l'aurole périnucléolaire, ou plutôt il faut admettre avec **Martens** (1929), que l'aurole périnucléolaire est artificielle et qu'elle se forme par la contraction du réseau chromatique sous l'action du fixateur², les granulations chromatiques ne se soumettant pas au déplacement provoqué par la contraction, restent donc dans le voisinage du nucléole. Pendant l'organisation des chromosomes, ces granulations contribuent directement à cette œuvre, mais se trouvant dans cette

1. **Haase Besell** (1928) soutient cette thèse.

2. Au cours d'observations vitales faites par M. **Guilliermond** sur les cellules d'*Allium*, d'*Iris*, etc., nous avons pu acquérir la conviction que l'aurole périnucléolaire est réellement un artefact.

zone d'influence de la masse nucléolaire, pourraient aussi parfaitement adhérer aux extrémités des chromosomes-S.

Une objection s'impose ici : on a vu plus d'espèces avec des noyaux pourvus de granulations chromatiques que des espèces ayant des noyaux dont les chromosomes portaient des satellites. On peut y répondre que la non observation du satellite n'est due qu'à des difficultés techniques. Une autre objection plus forte est celle-ci : les granulations ne sont pas constantes quant à leur nombre et leur forme, tandis que les satellites le sont. Dans ce cas, il faut peut-être supposer que les chromosomes-S dont le nombre est constant, saisissant chacun une granulation, déterminent le nombre des satellites.

On voit d'après notre exposition que la question des satellites est encore très obscure : *on sait qu'ils existent et que leur nombre et leur forme sont généralement invariables, mais on sait peu de chose sur leur origine et les rapports qu'ils ont avec les nucléoles et les chromosomes, et on ne sait rien sur leur signification et le rôle qu'ils jouent dans les phénomènes génétiques et dans la division de la cellule.*

Les recherches entreprises jusqu'ici n'ont fourni que des suppositions nettement hypothétiques, ne reposant sur aucune base soutenable.

Seules des recherches comparatives effectuées sur un grand nombre de végétaux différents pourront résoudre le problème.

LISTE DES PLANTES A SATELLITES

JUNGERMANNIACEAE ANACROGYNÆ :

<i>Aneura palmata</i>	Heitz 1928.
<i>Pellia Fabroniana</i>	— 1928.

GINGKOACEAE :

<i>Gingko biloba</i>	Eichhorn 1928.
--------------------------------	----------------

POLYGONACEÆ :

<i>Rumex scutatus</i>	Jaretsky 1928.
<i>Polygonum molle</i>	— 1928.
— <i>Blumei</i>	— 1928.

RANUNCULACEÆ :

<i>Ranunculus acris</i>	Senjaninova 1926, H. Sorokin 1927.
— <i>abortivus</i>	— 1929.
— <i>Chius</i>	— 1929.
<i>Anemonella thalictroides</i>	— 1929.

<i>Isopyrum biternatum</i>	H.Sorokin 1929.
<i>Thalictrum</i> (37 espèces)	Kuhn 1928.

CAPPARIDACEÆ :

<i>Capparis spinosa</i>	Kuhn 1929.
-----------------------------------	------------

DROSERACEÆ :

<i>Drosophyllum lusitanicum</i>	Behre d'(après Kuhn 1928).
---	----------------------------

SAXIFRAGACEÆ :

<i>Ribes sanguineum</i>	Tischler (d'après Kuhn 1928).
— <i>aureum</i>	— —

LEGUMINOSÆ :

<i>Pisum sativum</i>	{ Dombrovskaya 1924, Nicolæva (d'après
	M. Navachine 1925 b), Sverdrup 1927.
— <i>arvense</i>	Nicolæva (d'après M. Navachine 1925 b).
— <i>elatius</i>	— —
<i>Lathyrus sativus</i>	— —
— <i>Gorgoni</i>	— —
<i>Vicia picta</i>	Sveshnikova 1927.
— <i>grandiflora</i>	— 1927.
— <i>bithynica</i>	— 1927.
— <i>villosa</i>	— 1927.
— <i>sepium</i>	— 1927.
— <i>Cracca</i>	— 1927.

AMPELIDACEÆ :

<i>Vitis vinifera</i> var. <i>Muscat</i>	Nebel 1929.
--	-------------

ŒNOTHERACEÆ :

<i>Œnothera Lamarckiana liquida</i>	Overeem (d'après Kuhn 1928).
---	------------------------------

VERBENACEÆ :

<i>Verbena hybrida</i>	Karpetschenko (d'après M. Navachine 1925 b).
----------------------------------	--

SOLANACEÆ :

<i>Petunia violacea</i>	Skalinska et Cuchtman 1927.
<i>Nicotiana alata</i> var. <i>grandiflora</i>	Avery 1929.

VALERIANACEÆ :

<i>Valeriana officinalis</i>	Senjaninova 1927.
--	-------------------

DIPSACACEÆ :

<i>Dipsacus azureus</i>	Kachidze 1929.
— <i>ferox</i>	— 1929.
— <i>fullonum</i>	— 1929.
— <i>inermis</i>	— 1929.
— <i>laciniatus</i>	— 1929.
— <i>pilosus</i>	— 1929.
— <i>plumosus</i>	— 1929.

<i>Dipsacus sativus</i>	Kachidze 1929.
— <i>sylvestris</i>	— 1929.
— <i>torsus</i>	— 1929.
— <i>chinensis</i>	— 1929.
<i>Cephalaria ambrosioides</i>	— 1929.
— <i>alpina</i>	— 1929.
— <i>caucasica</i>	— 1929.
— <i>graeca</i>	— 1929.
— <i>leucantha</i>	— 1929.
— <i>transsylvanica</i> var. <i>caucasica</i>	— 1929.
— <i>rigida</i>	— 1929.
— <i>uralensis</i>	— 1929.
— <i>tatarica</i>	— 1929.
— <i>laevigata</i>	— 1929.
— <i>Tschichatchewii</i>	— 1929.
— <i>elata</i>	— 1929.
— <i>media</i>	— 1929.
— <i>syriaca</i>	— 1929.
<i>Knautia orientalis</i>	— 1929.
— <i>purpurea</i>	— 1929.
<i>Morina longifolia</i>	— 1929.
— <i>persica</i>	— 1929.
<i>Pterocephalus plumosus</i>	— 1929.

COMPOSITÆ :

<i>Crepis alpina</i>	M. Navachine 1925b.
— <i>aspera</i>	— 1925b.
— <i>Dioscoridis</i>	— 1925b.
— <i>grandiflora</i>	— 1925b.
— <i>Marschalii</i>	— 1925b.
— <i>parviflora</i>	— 1925b.
— <i>pulcherrima</i>	— 1925b.
— <i>pulchra</i>	— 1925b.
— <i>rhoeadiifolia</i>	— 1925b.
— <i>rigida</i>	— 1925b.
— <i>sibirica</i>	— 1925b.
— <i>virens</i> (<i>capillaris</i>)	M. Navachine 1925b, Taylor 1925 et 1926.
— <i>setosa</i>	{ Taylor 1925, Collins, Hollingshead et Avery 1929.
— <i>artificialis</i>	Collins, Hollingshead et Avery 1929.
— <i>biennis</i>	— 1929.
— <i>blatarioides</i>	Geitler 1929.
— <i>capillaris</i> × <i>C. tectorum</i>	M. Navachine 1927.
— — × <i>C. parviflora</i>	— 1927.
— <i>fœtida</i> × <i>C. rubra</i>	— 1927.
<i>Hypochœris radicata</i>	— 1925b.
<i>Leontodon hastilis</i>	— 1925b.
— <i>autumnalis</i>	{ S. Navachine, Mayer (d'après Kuhn 1928).

NAJADACEÆ :

<i>Najas major</i>	Tschernoyarow 1914 et 1927.
------------------------------	-----------------------------

GRAMINEÆ :

<i>Aegilops caudata</i>	O. Sorokina 1928.
— <i>bicornis</i>	— 1928.
— <i>squarrosa</i>	— 1928.
— <i>crassa</i>	— 1928.

<i>Hordeum vulgare</i>	Emme 1924 et 1925, Ghimpu 1929.
— <i>distichum</i>	— 1924 et 1925, — 1929.
— <i>tetrastichum</i>	— 1924 et 1925, — 1929.
— <i>hexastichum</i>	— 1924 et 1925, — 1929.
— <i>deficiens</i>	— 1924 et 1925, — 1929.
— <i>nigrescens</i> × <i>trifurcatum</i>	— 1929.
— <i>nigrum</i> × <i>trifurcatum</i>	— 1929.
— <i>Steudeli</i> × <i>trifurcatum</i> ¹	— 1929.

LILIACEÆ :

<i>Uvularia grandiflora</i>	Belling 1925c.
<i>Allium Cepa</i>	Taylor 1925a et 1926.
<i>Aloe arborescens</i>	— 1925b.
— <i>saponaria</i>	— 1925b.
<i>Gasteria verrucosa</i>	— 1925b.
— <i>cheilophylla</i>	— 1925b.
<i>Haworthia cymbiformis</i>	— 1925b.
<i>Fritillaria imperialis</i>	} S. Navachine (d'après Kuhn 1928), Taylor 1926.
<i>Albuca</i> sp.	
<i>Galtonia candicans</i>	} S. Navachine 1912 et 1927; Newton 1924.
— <i>princeps</i>	
<i>Scilla cilicica</i>	Heitz (d'après Kuhn 1928).
— <i>hispanica</i> (<i>campanulata</i>)	— 1928.
— <i>peruviana</i>	— 1928.
— <i>nutans</i>	Darlington 1926.
<i>Tulipa Greigi</i>	} S. Navachine 1929 (communiqué aimablement par lettre).
<i>Ornithogalum narbonense</i>	
— <i>tempskyanum</i>	} Delaunay (d'après Kuhn 1928), Sprumont 1928.
— <i>tenuifolium</i>	
— <i>oligophyllum</i>	— —
— <i>nanum</i>	— —
— <i>Hausknechtii</i>	Heitz (d'après Kuhn 1928)
— <i>nutans</i>	Sprumont 1928.
— <i>umbellatum</i>	— 1928.
— <i>pyrenaicum</i>	— 1928.
<i>Drimiopsis maculata</i>	Baranow 1926.
<i>Puschkinia libanotica</i>	} Delaunay (d'après M. Navachine 1925b).
<i>Bellevalia speciosa</i>	
— <i>Wilhelmsii</i>	— —
— <i>zygomorpha</i>	— —
— <i>Fominii</i>	— —
— <i>forniculata</i>	— —
— <i>acutifolia</i>	— —
— <i>romana</i>	Darlington 1926.
<i>Hyacinthus orientalis</i>	— 1926, De Mol 1927.
<i>Muscari longipes</i>	Delaunay (d'après Kuhn 1928)
— <i>caucasicum</i>	— —
— <i>comosum</i>	— —
— <i>monstrosum</i>	— —
— <i>polyanthum</i>	— —
— <i>argaei</i>	— —

1. La liste des sous-espèces et variétés se trouve à la page 223.

<i>Muscari latifolium</i>	Delaunay (d'après Kuhn 1928)
— <i>botryoides</i>	— —
— <i>racemosum</i>	— —
— <i>tenuiflorum</i>	— —

AMARYLLIDACEÆ :

<i>Alstraemeria braziliensis</i>	Taylor 1926.
<i>Cyrtanthus parviflorus</i>	— 1925b.
<i>Leucojum autumnale</i>	Heitz (d'après Kuhn 1928).
<i>Narcissus poeticus</i>	Stomps (d'après Kuhn 1928).

IRIDACEÆ :

<i>Iris reticulata</i>	{ Delaunay (d'après M. Navachine 1925b).
— <i>hyrcana</i>	— —
— <i>Winogradowii</i>	— —
— <i>iberica</i>	— —
— <i>acutiloba</i>	— —
— <i>Schelkownikowii</i>	— —
— <i>paradoxa</i>	— —
— <i>Lortetii</i>	Simonet 1928.
— <i>atropurpurea</i>	— 1928.
— <i>Sari</i>	— 1928.
— <i>soforana</i>	— 1928.
— <i>stolonifera</i>	— 1928.
— <i>vaga</i>	— 1928.
— <i>Korolkowi</i>	— 1928.
— <i>Hoogiana</i>	— 1928.
— <i>bucharica</i>	— 1928.
— <i>juncea</i>	— 1928.
— <i>besitanica</i>	— 1928.
— <i>xiphium</i>	— 1928.
— <i>filifolia</i>	— 1928.
<i>Crocus</i> sp	{ Gueouaschvili (d'après M. Navachine 1925b).

ORCHIDACEÆ :

<i>Epipactis palustris</i>	{ S. Navachine (d'après M. Navachine 1925b).
<i>Herminium monorchis</i>	{ Kachidze (d'après M. Navachine 1925b).

CHAPITRE III

ÉTUDE CARYOLOGIQUE DES ACACIAS

La littérature caryologique ne compte aucun travail consacré aux Acacias. C'est donc là un sujet absolument neuf. Il nous a été possible de déterminer le nombre de chromosomes de quelques espèces, puis aussi de suivre, d'une part, les mitoses somatiques, d'autre part, la mitose réductrice, au cours desquelles il nous a été

donné de constater certains phénomènes particulièrement instructifs pour la connaissance du cycle évolutif des chromosomes en général.

A. — MITOSES DI-, DIDI-, TÉTRADI- ET HÉTÉROPLOÏDES DANS QUELQUES ACACIAS.

Le genre *Acacia* renferme un grand nombre d'espèces propres surtout aux régions intertropicales; en Afrique, en particulier, des millions de kilomètres carrés sont recouverts d'Acacias. Certains de ces arbres fournissent des produits utiles à l'homme, comme le tanin, la gomme arabique et le cachou; d'autres sont recherchés pour leur bois très apprécié en ébénisterie et pour la charpente, et la plupart par la finesse de leurs feuilles et l'odeur de leurs fleurs servent à l'ornementation des jardins et des promenades dans les pays chauds. La classification des Acacias a été longtemps mal établie; ce n'est qu'en 1875, que **Bentham** en a fait une monographie assez complète, il a décrit 431 espèces.

M. **A. Chevalier** en 1928 (Révision des Acacias) a procédé à une mise au point définitive de sorte que maintenant la classification paraît reposer sur des bases solides.

Nous avons eu recours à ces travaux dans notre étude qui a porté sur les espèces et variétés suivantes dont nous avons exactement compté le nombre de chromosomes ($2n$) :

<i>A. saligna</i> Wendl.	26
<i>A. decurrens</i> Willd	26
<i>A. dealbata</i> Link	26
<i>A. cyanophylla</i> Lindl	26
<i>A. longifolia</i> Willd	26
<i>A. podalyriaefolia</i> A. Cunn.	26
<i>A. horrida</i> Willd	± 52 et ± 104
<i>A. eburnea</i> Willd	± 52 et ± 104
<i>A. arabica</i> Willd	± 52 et ± 104
<i>A. scorpioides</i> A. Chev., var. <i>nilotica</i> Benth.	± 52 et ± 104
— — — <i>pubescens</i> —	52 et 104
— — — <i>adstringens</i> (Schun et Thonn) A. Chev.	52, 104 et 208
<i>A. Farnesiana</i> Willd.	± 52 et ± 104

Les six premières espèces à 26 chromosomes sont des Acacias d'Australie, les six autres espèces et variétés sont originaires d'Afrique et d'Asie (Inde et Arabie) et la dernière est spontanée en Amérique occidentale (depuis le Chili jusqu'au Texas).

Les chromosomes des Acacias australiens ne présentent rien de spécial tant au point de vue nombre, qui est invariable, qu'au point de vue comportement. Ils ne sont pas tous égaux entre eux mais n'offrent que de petites différences. Leur longueur varie entre 2,5 et 3,5 μ , leur forme, imprécise, s'approche beaucoup de celle d'une anse et leur insertion au fuseau est médiane. Le réseau chromatique est réduit à des grains dispersés dans la cavité nucléaire. On voit au stade de repos un nucléole souvent allongé parallèlement à l'axe de la racine; à la prophase le spirème est formé de



FIG. XIII, XIV et XV. — Métaphases somatiques de diverses espèces d'*Acacia*.

Fig. 13, garniture à 26 chromosomes d'*A. cyanophylla* (espèce australienne); fig. 14, garniture didiploïde (104 chromosomes) d'*A. horrida*; fig. 15, garniture diploïde (52 chromosomes) d'*A. arabica*.

quelques rubans chromosomiques, les phases suivantes n'offrent rien de particulier.

Les chromosomes des Acacias non-australiens se comportent tout à fait différemment. Ils ont un calibre plus faible que les précédents, leur longueur moyenne est de 1 μ^1 , leur forme est celle de petits bâtonnets droits ou un peu courbés, leur insertion est terminale. Mais c'est surtout au point de vue du nombre des chromosomes que ces *Acacias* sont intéressants. Comme on le voit dans le tableau ci-dessus toutes ces espèces possèdent deux chiffres de chromosomes : 52 et 104 et il y en a même une (*A. scorpioides* var. *adstringens*) où on compte trois chiffres : 52, 104 et 208. Ces deux, ou même trois,

1. Quelques chromosomes (4 ou 6) seraient plus grands que les autres chez *A. arabica* et *A. scorpioides*.

stocks différents de chromosomes se trouvent dans une même racine et dans des cellules voisines.

Dans la littérature cytologique on rencontre rarement de pareils cas.

De Litardière (1923) a trouvé le premier, chez *Spinacia oleracea* L. des racines ayant des noyaux à 12, à 24 et à 48 chromosomes; ce savant cytologiste explique ce cas d'une façon certaine comme résultant de deux clivages successifs des chromosomes sans qu'il se soit produit de dissociation dicentrique, habituellement intercalée entre ces clivages, ce qui est en contradiction avec tous les faits jusqu'alors décrits.

De Litardière a vu à la fin de la prophase comment les moitiés longitudinales des chromosomes, s'éloignant l'une de l'autre, deviennent des éléments indépendants et capables de se cliver une deuxième fois, ce qui est d'après lui « un exemple d'évolution chromosomique absolument nouvelle dans la littérature cytologique ». Il (1924) a trouvé, d'autre part chez *Cannabis sativa* L. des noyaux di- et didiploïdes (à 20 et 40 chromosomes) et son élève **M. Nihous** a observé chez *Mercurialis annua* L. des métaphases somatiques à 32 et à 16 chromosomes.

Ne sachant comment expliquer ce processus caryocinétique bizarre, **de Litardière** s'exprime ainsi : « Un mystère plane et planera sans doute encore longtemps sur cette question... »

Geitler (1929a) a vu quelques mitoses isolées triploïdes dans des racines d'espèces diploïdes de *Crepis*.

Winkler (1916) signale la présence de noyaux polyploïdes (tetra-, hyperocto- et hypersexdécaploïdes) localisés au sein des divers tissus de certaines espèces greffées de *Solanum*.

Chez des animaux **Frolowa** a observé dans les glandes rectales de *Drosophila* des nombres quadruples de chromosomes; on sait également que les Abeilles possèdent trois nombres de chromosomes somatiques : 16, 32, 64, chacun de ces nombres caractérisant un certain stade du développement¹.

Nos recherches personnelles ne nous ont malheureusement pas permis d'établir l'origine des figures didi- et tétradiploïdes parce

1. **Simonet** (recherches non encore publiées) a constaté la présence des mitoses di- et didiploïdes chez *Iris tingitana*.

que les éléments chromosomiques des *Acacias* ne se prêtent pas à de semblables observations à cause de leur faibles dimensions.

D'après **de Litardière** ce phénomène pourrait être réalisé de trois manières différentes :

1° Par fusion de deux noyaux;

2° Par 2 clivages successifs des chromosomes à la prophase;

3° Par formation d'une télophase monocentrique. A ces possibilités on peut ajouter :

4° Par fragmentation de chromosomes somatiques au début de la métaphase, et

5° Par fusion de 2 cellules, ce qui n'est pas la même chose que la fusion de 2 noyaux appartenant à la même cellule.

Dans nos préparations nous n'avons jamais vu de télophases monocentriques, nous y voyons toujours des télophases dicentriques normales. Il n'y a pas non plus fusions nucléaires ni fragmentation des chromosomes. Donc il nous reste l'hypothèse des clivages successifs, qui peuvent échapper complètement à l'observateur à cause de la petitesse des chromosomes d'*Acacia*; ou bien l'hypothèse de la fusion de 2 cellules ce qui nous paraît possible aussi étant donné les images suggestives que nous avons eu sous les yeux.

A propos de cette dernière possibilité nous sommes d'accord avec **Sprumont** (1928), qui s'exprime ainsi : « ... pour expliquer l'absence d'une division cellulaire consécutive à la caryocinèse, on fait intervenir les vacuoles qui, dans le protoplasme, entravent la production de la plaque cellulaire ».

En ce qui concerne la signification de pareils phénomènes, **de Litardière** est enclin « à penser que les espèces où on constate des modifications de ce genre sont en état de crise de mutation »; cela peut expliquer « une des origines possibles de variétés possédant un nombre de chromosomes double ou quadruple de celui offert par le type ».

Mais notre cas est un peu plus compliqué que celui décrit par **de Litardière**. *Nous avons souvent vu, outre les métaphases à 52, 104 et 208 chromosomes (chiffres exacts), des figures aberrantes avec tous les chiffres intermédiaires entre ceux-ci et des nombres inférieurs à 52 et supérieurs à 104 (dans les espèces à 52 et 104.)*

Dans les *Acacias* non-australiens, exceptés *A. pubescens* et *A. ads-*

tringens, où le nombre de chromosomes est toujours invariable, il y a environ 2/3 des mitoses aux chiffres strictement invariables de 52 et 104 chromosomes, et 1/3 aux chiffres aberrants : 40, 42, 44, 48, 50, 52, 55, 75, 80, 85, 94, 106, 108, 112. Les garnitures à 208 chromosomes (chez *A. adstringens*) sont extrêmement rares. Ces Acacias possèdent par conséquent une euploïdie et une hétéroplôidie¹ somatique locale.

Nous devons reconnaître que toutes les numérations de chromosomes sont sujettes à des erreurs insurmontables, surtout dans les cas où il s'agit de chiffres élevés. Certaines imperfections de la



16

17

Fig. XVI et XVII — Métaphases somatiques d'*Acacia arabica*.

Fig. 16, assortiment chromosomal hyperdiploïde à 57 chromosomes; fig. 17, assortiment chromosomal hyperdiploïde à 112 chromosomes.

technique cytologique (choc, courant d'eau au lavage, pression sur la préparation, etc.) peuvent également être mises en cause.

Néanmoins, tenant compte de la courbe de toutes les erreurs possibles, en examinant au moins quelques milliers de mitoses, où nous avons pu compter très facilement et très exactement les chromosomes, nous pouvons affirmer qu'il y a variabilité dans le nombre des chromosomes de l'appareil végétatif des Acacias.

Dans la nature et dans les conditions habituelles et sans causes visibles, on a vu chez certaines espèces que le chiffre de chromosomes (où ils sont nombreux) est soumis à une certaine variabilité soit apparente soit réelle; la rigidité absolue de la fixité du nombre des

1. On appelle euploïde un assortiment chromosomal, où le nombre des chromosomes est un multiple exact du chiffre fondamental du genre; inversement, on désigne sous le nom d'hétéroplôidie ou aneuploïdie les cas, où le nombre des chromosomes est différent sans être un multiple.

chromosomes ne peut être exigée dans les phénomènes biologiques; on doit ici appliquer la loi de variabilité inhérente à la réalisation de toute structure organique. « De même que les organismes d'une même lignée pure présentent toujours quelques différences, de même la réalisation de la morphologie chromosomique doit comporter une certaine échelle de variabilité » (Guyenot). Car nous avons affaire ici à une cellule organique et vivante, où il n'y a pourtant rien de plus constant que le nombre et la morphologie des chromosomes.

Les causes de variation numérique des chromosomes peuvent être d'origine diverse : influence de substratum et de la température, conditions inégales de nutrition des cellules, traumatismes, action des parasites, hybridation, mutation, etc. Pour les Acacias nous pourrions étendre encore l'explication de Litardière légèrement modifiée : que le clivage longitudinal ne porterait pas sur tous les chromosomes à la fois, d'où il résulterait que certains chromosomes se seraient scindés une fois, certains autres deux fois.

Levitsky (1927) admet cette hypothèse pour expliquer la variabilité du nombre des chromosomes chez la Pomme de terre. Cette explication peut s'appliquer aux nombres supérieurs à 52, mais pour les nombres inférieurs elle n'est pas valable. Il faut donc admettre simplement que beaucoup de noyaux somatiques contiennent des quantités différentes de chromatine.

De Litardière a constaté une certaine régularité de la localisation des mitoses di- et didiploïdes chez *Cannabis* : les figures à 40 chromosomes se rencontrent presque exclusivement dans le périlème, tandis que celles à 20 chromosomes presque exclusivement dans le plérome. Dans notre cas on ne peut pas parler d'une localisation précise, mais les figures à nombreux chromosomes se trouvent dans les grandes cellules situées vers la périphérie de la racine, et au contraire celles à petit nombre de chromosomes se trouvent dans les petites cellules placées vers le centre de cet organe.

Ici nous constatons une rigoureuse proportionnalité entre la quantité de substance chromatique ou le nombre des chromosomes d'une part, et les volumes des noyaux et des cellules d'autre part.

Nous avons déjà discuté cette question au chapitre II, mais pour le cas des Acacias nous nous permettons néanmoins d'ajouter encore

quelques exemples signalés par d'autres cytologistes et qui concordent avec ceux présentés ici. Ainsi **Morgan** (1926) dans son célèbre livre « The theory of the gens », dit à propos des cellules polyploïdes : « In general it may be said that cells are larger, and frequently twice as large.... »

Gates (1928) trouve aussi que les cellules et les noyaux polyploïdes d'*Oenothera gigas* sont plus grands que ceux des formes typiques non *gigas* de ce végétal, le premier « was built of larger bricks.... » **Winge** (1925) également soutient qu'entre le nombre des chromosomes et le volume de la cellule il y a un rapport direct. **El. et Em. Marchal** ont fait des expériences (sur des Mousses) qui sont devenues classiques et qui prouvent que les noyaux à $4n$ chromosomes et les cellules des individus tétraploïdes sont environ deux fois plus grands que ceux des individus diploïdes typiques. Enfin on connaît les expériences de **Schweitzer**, **Winkler**, etc., qui sont concordantes avec les précédentes.

D'autres cytologistes ont comparé, non pas le nombre des chromosomes aux dimensions de la cellule, mais le volume du noyau à celui du cytoplasme, ce qui au fond revient au même. Cette constatation d'un rapport nucléoplasmatique déterminé — « une des lois fondamentales de la biologie cellulaire » — a conduit certains biologistes à l'énonciation de la formule $\frac{P}{N}$, où P est le volume du cytoplasme et N celui du noyau; ces deux composants de l'unité de matière vivante sont dans « un équilibre précis, toujours le même » (**Bouin**, 1929).

Cette interrelation entre le volume de la cellule et la masse de substance chromatique (ou le nombre des chromosomes ce qui est la même chose dans le cas des Acacias, parce que ces éléments sont de même taille et de même calibre), fait supposer que la plus grande quantité de chromatine de certains noyaux est une conséquence de la plus grande quantité de nourriture dont les cellules respectives ont pu profiter dans des circonstances favorables.

Il faut remarquer qu'*Acacia adstringens*, outre la constance du nombre invariable des chromosomes et l'existence simultanée de trois sortes de garnitures chromosomiques (52, 104, 208), présente encore une autre particularité : ses chromosomes sont de deux formes

très distinctes, dans certaines figures ces éléments ressemblent tous à de petits bâtonnets, et dans l'autre ils sont rigoureusement sphériques à toutes les phases. Les uns et les autres peuvent être au nombre de 52 ou 104 et très rarement au nombre de 208.

Ce phénomène croyons-nous, n'a jamais été signalé jusqu'ici. Un cas assez semblable a été décrit par **de Litardière** (1923) chez *Spinacia oleracea*, où ce cytologiste a trouvé côte à côte des mitoses



FIG. XVIII, XIX et XX. — Métaphases d'*Acacia scorpioides* var. *adstringens* montrant des chromosomes en formes de bâtonnets.

Lots di- (fig. 18), didi- (fig. 19) et tétradiplloïdes (fig. 20); dans les deux premières figures on remarque quelques chromosomes plus longs.

avec des chromosomes allongés et des mitoses avec chromosomes courts et massifs.

Il est intéressant également de noter qu'*Acacia Farnesiana* qui est considéré comme originaire d'Amérique se comporte, au point de vue caryologique, exactement comme les Acacias d'Afrique et d'Asie. A ce propos **Chevalier** dit qu'il « a l'apparence d'une plante spontanée dans l'Afrique du Sud et dans le nord-est et le centre de l'Australie, où l'espèce provient sans doute d'une très ancienne introduction (précolombienne?) »

D'autres systématiciens le considèrent comme étant une espèce universelle. Au point de vue caryologique cette espèce est pour nous un très proche parent des *Acacias* d'Afrique, et il nous paraît logique de supposer qu'*Acacia Farnesiana* a pour berceau l'Afrique,



Fig. XXI, XXII, XXIII et XXIV. — Cinèses somatiques d'*Acacia scorpioides* var. *adstringens* montrant des chromosomes sphériques.

Fig. 21, prophase; fig. 22, 23 et 24 métaphases di-, di-di- et tétradiplôides.

de là il s'est introduit en Amérique à une époque géologique lointaine et plus récemment en Australie.

De toute façon l'hypothèse de **Levitsky** qui soutient que les espèces jeunes à grands nombres de chromosomes sont plus répandues et occupent des aires plus larges que les espèces vieilles à petits nombres de chromosomes, trouve ici une nouvelle confirmation, car les *Acacias* à 26 chromosomes n'existent qu'en Australie, tandis que ceux à 52 et 104 sont répandus dans les deux hémisphères.

B. — ÉVOLUTION NUCLÉAIRE ET PERSISTANCE DES NUCLÉOLES DANS LES PHASES DE LA CINÈSE SOMATIQUE.

Il est généralement admis que le nucléole au cours de la caryocinèse disparaît à la fin de la prophase pour reparaître après la télophase. Cette éclipse du nucléole est loin d'être constante surtout quand il s'agit des végétaux inférieurs; ainsi **Guilliermond** (1911) a maintes fois observé chez les Ascomycètes, que le nucléole persistait pendant toute la caryocinèse; **P. Dangeard** a fait la même constatation chez les Euglenes et d'autres algues inférieures.

La persistance du nucléole jusqu'à l'anaphase et même la télophase a aussi été signalée chez certains végétaux supérieurs, bien qu'il y ait quelques contestations à cet égard.

Von Schustow a reconnu que le nucléole s'observait encore dans *Allium cepa* au moment de l'anaphase.

Zirkle (1928) l'a vu se diviser chez *Zea Mays* à la métaphase et persister jusqu'à la télophase; à ce stade le nucléole se fragmente en plusieurs granulations qui finissent par disparaître totalement. Selon cet auteur les nucléoles présentent parfois une existence continue et servent de véhicules pour la transmission des gènes.

Nemec (1907) dit que dans les noyaux où il y a un grand nucléole comme chez certaines Dicotylédones (Crucifères) ou chez les Monocotylédones à noyaux relativement petits (*Dracaena*), le nucléole ne se désagrège pas entièrement, mais se divise à la métaphase en même temps, que les chromosomes, les nucléoles-fils se déplacent vers le pôle, où ils se résorbent. Il dit même (**Nemec** 1926) que tous les constituants de la cellule se distribuent pendant la cinèse entre les cellules-filles: les chondriosomes, les amyloplast, les cristaux, les cristalloïdes et même les bactéries (chez les Légumineuses) se partagent en deux groupes qui se dirigent respectivement vers un des pôles.

Tischler (1921) suppose que la persistance des nucléoles jusqu'à l'anaphase, observée par **Martins Mano** (chez *Solanum*), **Lundegårdh** (chez *Cucurbita*), **Tahara** (chez *Helianthus*), **Nemec** etc., est exceptionnelle, elle serait due, d'après lui, à une abondance excessive de substance nucléolaire dans ces corpuscules.

Heidenhein écrit que les nucléoles se divisent à l' Amitose, mais que cette division est passive, parce que ce sont des éléments morts; leur disparition à la mitose est une preuve qu'ils ne constituent pas des éléments nécessaires à la vie. **Carnoy** affirme que le nucléole, pendant la caryocinèse, se fragmente en plusieurs nucléoles plus petits.

Dogiel (1925) a vu dans des cellules animales trois modes de division : division directe, division par fragmentation et division par bourgeonnement, et il ajoute que les nucléoles sont capables de se nourrir, de croître et de se diviser.

Nous ne connaissons pas de travaux concernant la continuité absolue, chez les végétaux supérieurs, des nucléoles d'une mitose à la suivante, telle que celle qu'il nous a été donné de constater, ce qui peut être considéré comme un fait éventuellement nouveau, capable par cela de fournir une explication touchant le comportement et la nature de cet organite.

Voici ce qui se passe durant la *cinèse des Acacias non australiens* :

A l'*interphase* on voit presque toujours un seul nucléole assez grand et très rarement deux plus petits; parfois on aperçoit encore une ou deux granulations chromatiques dans l'auréole périnucléolaire. Le réseau chromatique n'est pas visible. La *prophase* commence par l'apparition brusque de courts filaments chromosomiques qui entourent le nucléole (d'une chromatécité évidente) s'accolent ou non à cet organoïde par une de leurs extrémités; ces filaments se tronçonnent en chromosomes qui se dispersent dans la cavité nucléaire et finissent par se disposer très régulièrement à la périphérie de cette cavité. Au début de ce stade le nucléole paraît se briser en 2, 3 ou 4 nucléoles plus petits dont quelques-uns disparaissent peu après complètement.

A la *métaphase* quand les chromosomes se disposent en plaque équatoriale le nucléole est aussi attiré dans le voisinage de cette plaque, il tombe ici sous l'action de deux forces opposées (tension bipolaire) qui séparent les moitiés chromosomiques dicentrique-ment; le corps nucléolaire est étiré dans le sens de l'axe fusorial et prend d'abord la forme d'un petit bâtonnet, puis celle d'un sablier et enfin celle d'une haltère, dont les parties renflées sont dirigées vers les pôles opposés; quand celles-ci atteignent les pôles, les tractus

qui les relient à la plaque équatoriale, devenus très allongés et minces, finissent par se rompre et par disparaître complètement. Les nucléoles-fils sont en avance sur l'évolution nucléaire, les chromosomes viennent seulement ensuite former les couronnes anaphasiques, qui, chacune s'approche des pôles où sont déjà les nucléoles.

Les images de rassemblement des chromosomes et des nucléoles à la plaque équatoriale et de la dissociation dicentrique de ces



FIG. XXV. — Images montrant les stades de l'évolution nucléaire et de la division du nucléole chez *Acacia horrida* (A) et *A. Farnesiana* (B.-F.).

A) plaque équatoriale (vue de profil) avec nucléole étranglé; B) stade plus avancé; C) nucléoles-fils complètement séparés et ayant regagné les pôles; D) anaphase; E et F) début et fin de télophase.

éléments sont extrêmement suggestives; elles permettent de déduire que ces phénomènes sont dus au mouvement du suc nucléaire; les chromosomes et les nucléoles se déplacent passivement, ils sont entraînés vers l'équateur et ensuite vers les deux pôles (ascension polaire) par l'activité de la substance fluide du noyau, celle-ci est donc d'abord soumise à une tension monocentrique, puis à une tension bipolaire. A ce point de vue nous sommes d'accord avec Dalcq qui admet que: « le principe générateur de la dicentrie se trouve dans le suc nucléaire ».

A la *télophase* les chromosomes se rapprochent plus intimement et se tassent près des nucléoles. Ici les chromosomes donnent des masses informes, cela permet de les distinguer du nucléole qui garde ici sa forme régulièrement sphérique. Enfin ces deux masses étant d'une même chromaticité se fusionnent pour donner naissance à un seul nucléole¹ de grande taille qui indique que la cellule entre dans le stade de repos; à ce stade les nucléoles sont complètement décolorés.

Quand parfois au moment de la *métophase* il y a 2 nucléoles, l'un d'eux peut ne pas être attiré vers la plaque équatoriale, il reste à l'écart sans jouer un rôle actif et sans participer, même passivement, aux mouvements de la division cellulaire; il disparaît par la suite ou finit par être incorporé par une des cellules-filles (?), mais il est, à notre avis, difficile de préciser quelle est la destinée des nucléoles qui restent indivis.



FIG. XXVI. — Fin de *télophase* chez *Acacia arabica*; on remarque la présence des nucléoles dans les noyaux-fils.

C. — CINÈSES DE MATURATION.

Les conclusions formulées jusqu'ici par les auteurs qui ont signalé diverses aberrations des cinèses (variations numériques des chromosomes, persistance et division du nucléole) perdent de leur valeur au point de vue cytologique, génétique et biologique en général, parce qu'elles ne reposent que sur des observations de cellules somatiques.

Afin de vérifier si les curieux phénomènes constatés dans les cinèses des appareils végétatifs des *Acacias* non-australiens se répètent ou non dans les cellules germinales (seules responsables pour la transmission des caractères héréditaires) nous avons étudié

1. A ce stade (*télophase*) Mlle **Sorokina** (1929) a observé des phénomènes semblables de transformation des masses chromosomiques en nucléoles chez certaines *Renunciacées*.

des fleurs et des boutons d'*Acacia Farnesiana* et d'*A. horrida*, recueillis lors d'un séjour en Espagne et en Grèce.

L'examen cytologique après fixation de boutons de ces deux espèces, nous devons le marquer dès le début, nous a donné des résultats tout à fait concluants, mais qui sont en contradiction avec ce que nous avons vu dans les mitoses somatiques. Il n'y a ni persistance des nucléoles, ni didi-, ni tétradi-, ni hétéropléidie, ni autre aberration numérique des chromosomes.

La caryocinèse ici s'effectue suivant l'ordre habituel. Dans les noyaux des cellules germinales d'*Acacia Farnesiana* et d'*A. horrida*, les nucléoles disparaissent à la première phase de l'évolution chromosomique.

Les cellules primordiales présentent des mitoses extrêmement petites, de sorte que l'on ne peut pas compter les chromosomes, mais on voit nettement que les masses chromatiques de chaque cellule sont exactement de même valeur quantitative; tandis que dans les cellules de l'appareil végétatif on distingue immédiatement et très facilement l'inégalité de ces masses; les numérations exactes des chromosomes venaient ensuite confirmer nos premières impressions.

Pendant la division réductrice de ces deux espèces d'*Acacia*, on distingue les phases suivantes :

Une cellule mère de tétraspores se divise à un moment donné par bipartition, puis subit une nouvelle division somatique, de sorte que l'on voit alors quatre cellules assez grandes et accolées, toutes au même stade (fig. XXVII). Dans l'évolution de noyaux de ces cellules on distingue d'abord le stade *zygonema* (planche IV, fig. 1) caractérisé par la formation de filaments chromatiques brisés et repliés, qui sont dispersés dans toute la cavité nucléaire; le nucléole à ce stade est encore centrique.

Dans les coupes transversales des jeunes anthères, ces 4 cellules sont disposées en quadrant. Les noyaux de ces cellules émigrent vers la périphérie du quadrant, et il en est de même pour les nucléoles. Le filament chromatique s'affaisse également à la périphérie du quadrant et se tassant contre la membrane nucléaire forme un peloton dense. Il semble qu'il existe une sorte de force centrifuge qui repousse le noyau avec tous les constituants vers la périphérie de ces quatre cellules.

Les portions du cordon chromosomique qui ont tardé à s'affaïsser se dirigent inversement vers le centre du quadrant. C'est ce que l'on est convenu d'appeler stade de *synizesis* (planche IV, fig. 2) celui-ci présente ici cette particularité que le filament affaïssé revêt à un moment donné la forme d'une sorte de pyramide dont la base est tournée vers l'extérieur et le sommet vers le centre du quadrant. Il y a donc une polarité quadruple dans la position des figures

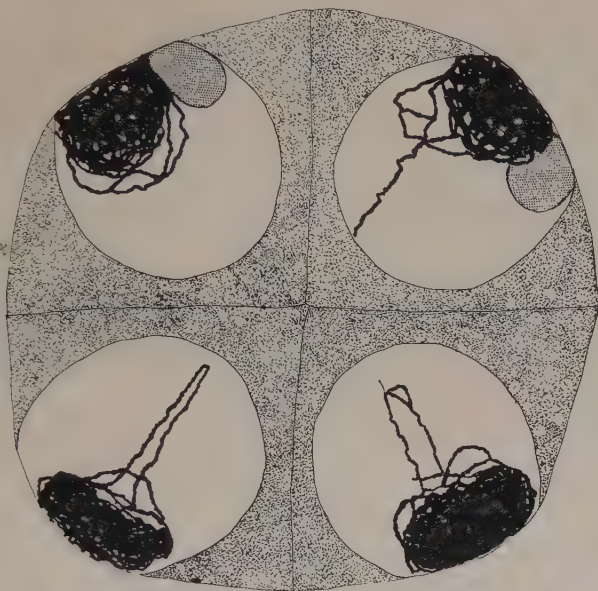


FIG. XXVII. — Anthère d'*Acacia Farnesiana* coupée transversalement. Contraction synaptique et affaïssement centrifuge des constituants nucléaires contre la périphérie du quadrant.

synyzésiques (fig. XXVII). A ce stade les nucléoles sont reliés au peloton comme on voit sur la planche IV, fig. 2.

Auprès du nucléole, dans l'auréole périnucléolaire, on distingue 1 ou 2 granulations chromatiques de forme sphérique ou discoïdale. Sur les nucléoles, au point où ces granulations et les filaments du peloton les touchent, on a l'impression que les nucléoles perdent leur chromaticité. Peu après ces organites se décolorent presque entièrement, seule une partie périphérique reste faiblement colorée comme les granulations chromatiques. Les stades qui suivent le

synzesis sont difficiles à mettre en évidence, c'est seulement à la *diacinèse* (planche IV, fig. 3) que les chromosomes bivalents apparaissent nettement et peuvent facilement être comptés. *Il y a exactement 26 chromosomes bivalents ou disomes*. Ici se termine la *prophase hétérotypique*. A la *métaphase* (planche IV, fig. 4) on voit très bien la plaque équatoriale et le fuseau achromatique. A l'*anaphase* (planche IV, fig. 5) les chromosomes se dirigent en désordre vers les deux pôles sans former de couronnes régulières. La *télophase* et la division suivante *homéotypique* ne présentent rien de remarquable et finalement il y a formation de 4 noyaux petits (planche V, fig. 4) et complets dans chaque cellule-mère, dont le cytoplasme se partage ensuite entre les quatre noyaux. Nous avons vu aussi des divisions post-méiotiques (planche V, fig. 5) mais sans pouvoir procéder à la numération des chromosomes.

En faisant la comparaison entre les phénomènes observés dans les mitoses somatiques et ceux observés dans les mitoses de maturation, nous constatons par conséquent des grandes différences, quant à la variabilité du nombre des chromosomes et au comportement des nucléoles.

Dans les *cinèses somatiques* des Acacias non australiens nous avons vu des *phénomènes curieux* : *présence simultanée des assortiments chromosomiaux di-, didi-, tétradi- et hétéropléides, division directe et persistance des nucléoles durant les phases de la caryocinèse*. Ces faits pourraient constituer des arguments plausibles (?) pour contester la théorie chromosomique de l'hérédité, ainsi que certains biologistes l'ont fait trop hâtivement en se basant seulement sur l'observation des cinèses de l'appareil végétatif. D'autres biologistes, en présence des phénomènes semblables aux nôtres constatés aussi dans des mitoses somatiques, se sont pressés de formuler de nouvelles théories sur le mutationisme ou sur le rôle actif des nucléoles dans la transmission des caractères héréditaires.

Mais comme on voit dans l'exemple des Acacias, il est complètement faux de faire de semblables conclusions basées seulement sur des observations des mitoses somatiques.

Pour invalider ou confirmer une théorie ainsi que pour attribuer un rôle quelconque dans l'hérédité, il faut avant tout connaître les cinèses de maturation.

CHAPITRE IV

ÉTUDE CARYOLOGIQUE DES ESPÈCES DE *MEDICAGO*A. — IMPORTANCE DE L'ÉTUDE DES CHROMOSOMES DE *MEDICAGO*

La Luzerne constitue avec le Trèfle la base de l'alimentation du bétail, elle est comme l'a dit Olivier de Serre : « le miracle de l'exploitation agricole ». On cultive ordinairement en France la Luzerne de Provence (*Medicago sativa*); dans les mauvaises terres on pratique parfois la culture de la Luzerne jaune (*Medicago falcata*) et de la Minette (*Medicago lupulina*). Les grains de la Luzerne de Provence ou Luzerne française sont souvent mêlés d'impuretés introduites accidentellement ou sciemment. Comme le rendement d'une récolte dépend en grande partie des qualités de la semence employée, il est de la plus haute importance de connaître leur degré de pureté.

La falsification des semences est depuis longtemps de pratique courante. Les graines de *Medicago sativa* se vendent fort cher, aussi, les grainiers peu scrupuleux n'hésitent pas à les mélanger avec d'autre Papilionacées. Il n'est pas rare de rencontrer parmi les graines vendues sous le nom de Luzerne de Provence des graines de Luzerne du Turkestan, dont la valeur marchande est trois fois moindre. Les variétés allemandes et américaines, presque aussi chères que les variétés françaises, sont souvent falsifiées à l'aide de semences de *Medicago lupulina*, *M. denticulata*, *Melilotus alba*, *M. officinalis*, etc.

Dans le commerce on admet des mélanges de semences de plantes fourragères préparées d'avance (Graminées, Légumineuses, et plantes diverses); il est important de savoir quel est le pourcentage des graines de *Medicago* (surtout *M. sativa*) qu'ils renferment.

Les analyses de semences sont donc absolument nécessaires et c'est ce qu'ont bien compris les Gouvernements de divers pays en créant des stations de contrôle. Ces analyses portent seulement sur les caractères extérieurs des graines tels que la forme (allongée ou ronde, anguleuse ou réniforme, grande ou petite), la couleur, le

contour général, l'ornementation du tégument. Or, la morphologie d'une graine est assez variable de sorte que sa spécification est par-

fois indécise.

Capitaine qui en 1912 a fait une étude assez étendue sur la systématique séminologique des Légumineuses, a reconnu que les graines présentent des aspects différents selon qu'elles sont récoltées avant ou après leur complète maturité.

Batyrenko (1916), qui s'est occupé beaucoup de la question, est aussi d'avis que : « Toutes les particularités morphologiques de la Luzerne signalées, varient dans certaines limites, qui dépendent des conditions de la végétation de la plante ».

Nous avons montré précédemment quel aide précieux la cytologie peut apporter à la systématique, c'est pourquoi l'analyse cytologique des graines des diverses espèces de *Medicago* nous a paru tout à fait utile et même indispensable pour l'identi-

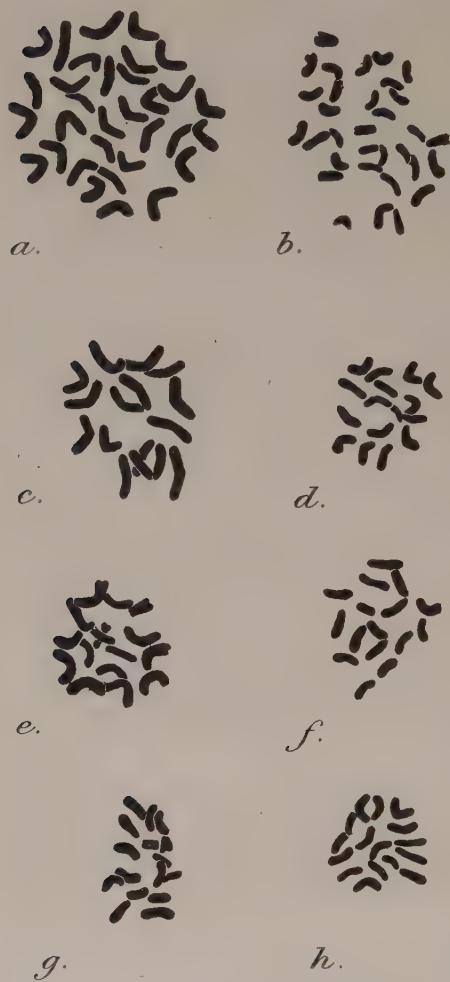


FIG. XXVIII. — Métaphases chez *Medicago*.

a) *M. sativa*; b) *M. scutellata*; c) *M. orbicularis*; d) *M. minima*; e) *M. maculata*; f) *M. sphaerocarpa*; g) *M. lupulina*; h) *M. disciformis*.

fication de ces espèces, pour reconnaître leur parenté phylogénétique et la possibilité des hybridations.

B. — LES CHROMOSOMES DE *MEDICAGO*

Dans la littérature cytologique on ne trouve aucun travail sur les chromosomes de *Medicago*. Il n'existe qu'une simple indication sur les chromosomes de quatre espèces fournies verbalement par **Karpetschenko** (1925) à **Tischler**, qui l'a fait figurer dans sa dernière liste des chromosomes publiés en 1927.

Les 33 espèces et variétés de *Medicago* que nous avons étudiées en ce qui concerne le nombre (2n) et la longueur des chromosomes, sont les suivantes :

	Nombre diploïde de chromo- somes.	Longueur des chromo- somes en microns.
<i>M. arborea</i> Linn.	32	2.50
<i>M. falcata</i> Linn.	32	2.45
<i>M. sativa</i> Linn. (sensu lato)	32	2.45
— var. de Poitou.	32	2.45
— — Géante	32	2.45
<i>M. scutellata</i> Mill.	32	2.25
<i>M. apiculata</i> Willd.	16	2.00
<i>M. ciliaris</i> Krock	16	2.40
<i>M. maculata</i> Willd	16	1.95
<i>M. marina</i> Linn	16	2.25
<i>M. minima</i> Linn	16	2.00
<i>M. Murex</i> Willd.	16	2.10
<i>M. nigra</i> Krock	16	2.10
<i>M. oliviformis</i> Guss.	16	1.55
<i>M. orbicularis</i> All	16	2.95
<i>M. lappacea</i> Desr	16	2.10
<i>M. denticulata</i> Willd	16	2.20
<i>M. disciformis</i> DC.	16	2.00
<i>M. Echinus</i> DC	16	2.25
<i>M. Gerardi</i> Waldst. et Kit	16	2.10
<i>M. Helix</i> Willd	16	2.00
<i>M. laciniata</i> Mill.	16	1.55
<i>M. littoralis</i> Rhode	16	?
<i>M. lupulina</i> Linn	16	2.00
<i>M. pentacycla</i> DC	16	2.00
<i>M. rigidula</i> DC	16	2.10
<i>M. sphaerocarpa</i> Bertol.	16	1.90
<i>M. Tenoreana</i> Ser.	16	1.90
<i>M. tornata</i> Mill	16	1.90
<i>M. tribuloides</i> Desr.	16	1.55
<i>M. truncatula</i> Gaertn.	16	2.45
<i>M. tuberculata</i> Willd	16	2.45
<i>M. turbinata</i> Willd.	16	1.90

Au point de vue du nombre des chromosomes nous n'avons pas constaté la moindre aberration; chaque espèce possède un *chiffre absolument invariable*. Cela rentre dans la catégorie des faits éton-

nants au sujet desquels **McClung** (1924) s'exprime ainsi : « ... the most extreme precision of organisation could preserve this common series of chromosomes through the millions of years in which this group of animals has existed, and in the innumerable multitudes of cells composing them ».

Quant à la longueur de ces éléments elle varie entre certaines limites et les chiffres donnés sont des moyennes.

Dans une même espèce il n'existe aucune différence sensible dans la taille respective des chromosomes.

C. — NOMBRE DES CHROMOSOMES ET MORPHOLOGIE

Il y a un rapport assez précis entre le port de la plante, sa vitalité, et le nombre de ses chromosomes. Medicago sativa, M. falcata et M. arborea qui possèdent 32 chromosomes somatiques donnent

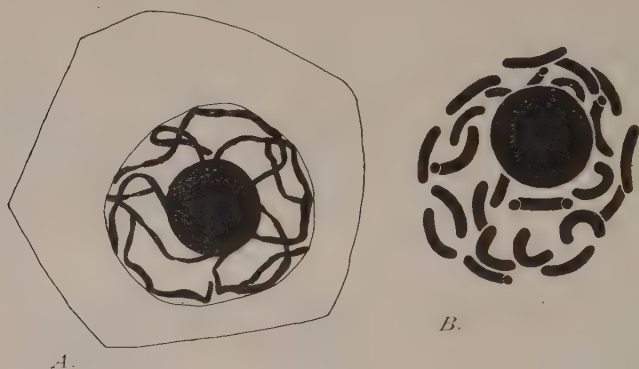


FIG. XXIX. — Cinèse somatique de *Medicago sativa*.
A) spirème chromatique pendant la prophase; B) fin de la prophase.

en même temps le maximum de masse végétative, les deux premières espèces bien que fauchées 4, 5 fois par été peuvent atteindre chaque fois une hauteur de 0,80 à 1 mètre, et la troisième espèce (*M. arborea*) la plus grande de toutes a le port d'un arbrisseau. Ces Luzernes sont très résistantes à la sécheresse, donnent des racines de quelques mètres de longueur et poussent sur les sols les moins fertiles; elles possèdent une grande vitalité. Ces faits apportent donc une nouvelle confirmation incontestable à l'hypothèse qu'il existe une

corrélation nécessaire entre la polyploïdie, d'une part, et le gigantisme ainsi que la vitalité des plantes, d'autre part.

L'évolution nucléaire est assez simple dans *Medicago*. Au stade de repos on trouve dans la cellule un noyau (très rarement deux) dans lequel on distingue 1, 2 ou 3 nucléoles, qui parfois sont reliés entre eux par un karyodesme (fig. 32) comme chez les algues inférieures. Dans le nucléole même on voit (seulement dans les préparations fixées au liquide de Navachine) une structure d'apparence vaculaire ou cellulaire, qui est probablement un artefact. On ne décèle pas la présence d'un réseau chromatique. Le spirème apparaît brusquement. Les nucléoles disparaissent à la fin de la prophase. La scission longitudinale au sein des chromosomes devient nette à la métaphase, mais on l'aperçoit même à la fin de la prophase dans les préparations bien différenciées. Les chromosomes ont la forme d'anse de panier ou de V.

D. — CARYOLOGIE ET SYSTÉMATIQUE

La classification des espèces qu'on pourrait faire en se basant sur les données caryologiques ne correspond pas toujours avec celles qu'Engler et Prantl (1894) ont établi d'après la morphologie de la gousse. Ceux-ci distinguent 4 sections : *Hymenocarpoides*, *Lupularia*, *Falcago* et *Spirocarpos*. Cependant quelques espèces répondent à cette classification, par exemple : *Medicago arborea*, *M. sativa* et *M. falcata* qui appartiennent à la section *Falcago*, possèdent des chromosomes dont le nombre et la longueur sont les mêmes, mais d'autre part *M. marina* bien que faisant partie de la même section, diffère de ces espèces par le nombre et par la taille de ses chromosomes. La section *Spirocarpos* est caractérisée par 16 chromosomes, mais *M. scutellata* fait exception car elle possède 32 chromosomes. *M. lupulina* de la section *Lupularia* s'approche des espèces de la section *Spirocarpos*.

Le *Medicago falcata* dans les classifications botaniques figure parfois comme une bonne espèce, parfois comme une sous-espèce ou variété de *M. sativa* (entre les deux il n'y a que de très petites différences morphologiques). Au point de vue cytologique ces deux Luzernes présentent le même caryotype, et c'est un argument de plus, pour faire de *M. falcata* une variété de *M. sativa*.

Pour le *contrôle averti des semences* des espèces de *Medicago*, les données caryologiques peuvent constituer une méthode scientifique permettant de résoudre des questions litigieuses et redresser bien des erreurs.

Capitaine (1912) d'une compétence indiscutable sur la morphologie des graines des Luzernes, écrit à propos de *Medicago apiculata* Willd. : « Quand la

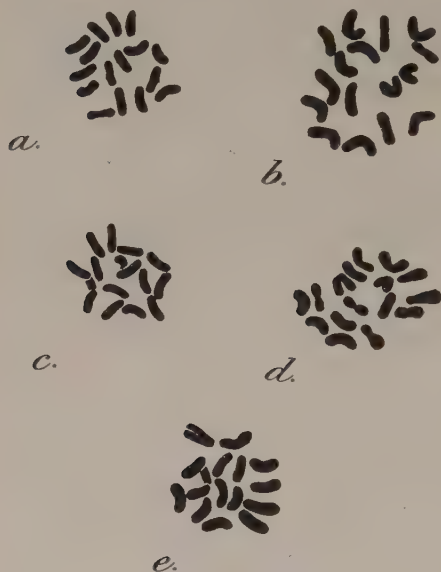


FIG. XXX. — Mitoses de *Medicago* sp.

a) *M. tribuloides*; b) *M. oliviformis*; c) *M. pentacycla*; d) *M. nigra*; e) *M. apiculata*.

graine est bien mûre, la saillie radiculaire, offre par rapport au reste du tégument, l'aspect de la pointe de ces crochets dont les dames se servent pour faire la dentelle au fil. Mais ce caractère est en réalité assez rarement sensible, et il y a fort peu de différences avec le *M. falcata*¹... » Et un peu plus loin il ajoute : « Mais il faut avouer qu'ici, (.....) les différences sont si faibles d'une espèce à l'autre, dans certains cas, que bien que l'on puisse signaler quelques différences, il est prudent d'avouer sim-

plement l'incapacité où l'on se trouve de donner des caractères différentiels bien nets ».

Or rien n'est plus facile que d'établir la différence entre ces deux espèces par l'analyse cytologique, puisque *M. falcata* a 32 chromosomes et *M. apiculata* en a 16.

Les graines de *M. arborea* ont beaucoup d'analogie (toujours d'après **Capitaine**) avec celle de *M. scutellata*, *M. Murex* et *M. ciliaris*. Ici aussi la distinction s'établit facilement sauf entre *M. arborea* et *M. scutellata* qui possèdent le même chiffre. Pour *M. falcata*

1. L'expression est soulignée par nous.

Fries **Capitaine** dit notamment : « Cette espèce, comme la plupart de *Medicago* à petites graines, offre assez peu de caractères nets et tranchés pour que l'on puisse savoir sûrement à quoi on a affaire. La ressemblance est souvent frappante d'une espèce à l'autre ». Or, pour nous *il est très facile de la distinguer de toutes les espèces à 16 chromosomes*. *M. lupulina* offre quelques analogies avec *M. sativa*, mais diffère quant au nombre des chromosomes. *M. scutellata* a des graines qui ressemblent à celles de *M. orbicularis*, mais la première possède 32 chromosomes et la seconde 16.

Voilà donc des cas où par le nombre des chromosomes, on tranche



FIG. XXXI. — Métaphases de *Medicago* sp.

a) *M. Gerardi*; b) *M. turbinata*; c) *M. denticulata*; d) *M. laciniata*; e) *M. lappacea*; f) *M. Murex*.

des questions que la morphologie externe est incapable de résoudre. La connaissance de la dimension des chromosomes peut donc, dans certains cas, aider à distinguer les jeunes plantules, donc les graines de deux espèces voisines et différant l'une de l'autre, seulement à l'état adulte, par les caractères de leur appareil végétatif et floral : des plantules de *M. orbicularis*, dont les mitoses présentent 16 chromosomes de presque 3 μ de longueur ne seront pas confondues, en effet, avec des plantules de *M. laciniata*, dont les mitoses offrent aussi 16 chromosomes, mais deux fois moins longs. La différence de longueur de chromosomes est si évidente dans ces cas, que l'on peut la déceler même sans mensuration.

E. — CARYOLOGIE ET HYBRIDOLOGIE

Pour l'hybridologie des *Medicago*, les données caryologiques sont absolument nécessaires, afin d'éviter les tâtonnements des méthodes

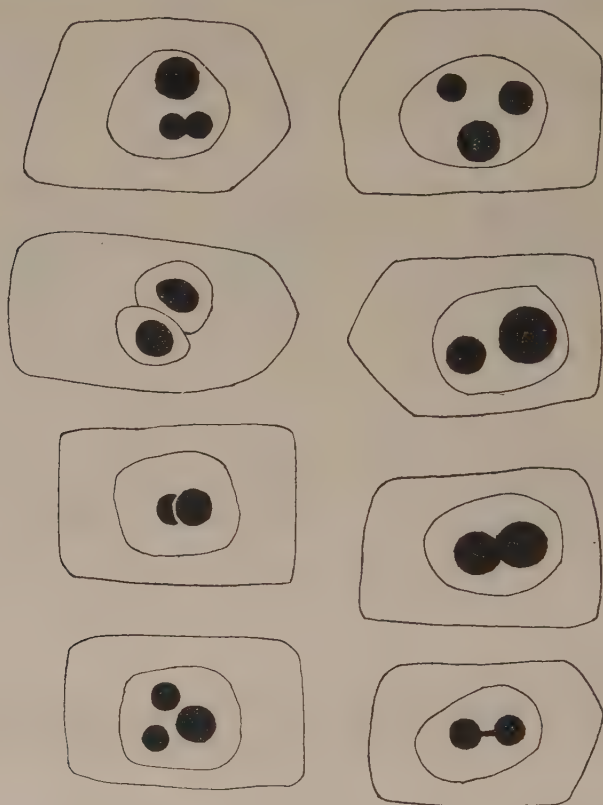


FIG. XXXII. — Noyaux somatiques avec nucléoles chez *Medicago sativa*.

empiriques et mieux comprendre ce qui se passe dans la nature.

Fruwirth (1914), **Constantinov** (1914), écrivent qu'on obtient très facilement des hybrides entre *M. sativa* (32 chromosomes) et *M. falcata* (32 chromosomes) soit artificiellement soit par la voie naturelle en ensemençant les deux Luzernes l'une à côté de l'autre (les Abeilles contribuent grandement à la pollinisation). C'est pour cela que dans toutes les luzernières de l'espèce *M. sativa* (dont la

couleur des fleurs est violette), on trouve des Luzernes à fleurs panachées de diverses couleurs, ce qui s'explique par l'hybridation entre cette espèce et *M. falcata* (à fleurs jaunes). Les hybrides entre ces 2 espèces à 32 chromosomes sont connus sous le nom de *M. media* Pers. ou de *M. varia* Thomas-Martyn., ils sont plus robustes que *M. sativa* et *M. falcata*, plus résistants au froid et à la sécheresse, moins exigeants à la nature des sols (supportent les sols salins), donnent plus de graines que *M. falcata* et même que *M. sativa* d'après de Vries (1905). *M. falcata* pollinisé avec *M. sativa* donne des graines qui ont une faculté germinative supérieure à celles qui ont été obtenues par la pollinisation avec du pollen de la même espèce (*M. falcata*).

On voit donc que l'hybridation des *Medicago* peut avoir une utilité pratique. On a essayé très souvent d'hybrider *M. sativa*, *M. falcata* et *M. media* avec d'autres espèces, mais cela n'a jamais réussi, puisque on croisait 32 chromosomes avec 16, sans savoir l'incompatibilité chromosomique qui existe entre les diverses espèces.

Les hybridations ont des chances de réussir, d'après nous, entre les Luzernes à 32 chromosomes : *M. sativa*, *M. falcata*, *M. media*, *M. scutellata* et *M. arborea* (les deux dernières n'ont pas été expérimentées). Il en est probablement de même pour l'hybridation réciproque des espèces à 16 chromosomes.

CHAPITRE V

ÉTUDE CARYOLOGIQUE DE VITIS

A. — IMPORTANCE DE L'ÉTUDE CARYOLOGIQUE DE VITIS

Dans la viticulture qui joue un si grand rôle dans l'économie nationale de certains pays (France, Italie, Espagne, Roumanie, etc.), il y a deux questions primordiales que l'on envisage de divers points de vue, ce sont : l'hybridation et l'affinité entre les espèces de *Vitis*.

Par l'hybridation entre deux espèces de Vignes différentes, on cherche à créer des variétés à l'aide de greffes sur plants américains dont les racines sont résistantes au phylloxera, les feuilles et les grappes

insensibles aux maladies cryptogamiques (*Peronospora*, *Oïdium*), mais il faut que la quantité et la qualité du produit soient celles des cépages français. L'hybridiculture s'est beaucoup diffusée pendant et immédiatement après la guerre, parce que le greffage sur plants américains, et l'emploi des engrais chimiques nécessaires aux Vignes européennes, et la lutte contre les parasites sont devenus très onéreux.

L'hybridation naturelle se fait très facilement et grâce aux travaux de **Millardet**, **Rathay**, **Viala**; l'hybridation artificielle peut être dirigée dans les sens les plus variés, et on obtient des hybrides binaires, ternaires, quaternaires, etc., américo-américains ou européen-américains (franco-américains). Mais **Bonnet** (1902) écrit : « Il manque encore bien des données pour la rendre plus sûre et plus efficace; mais puisque c'est par l'application des connaissances déjà acquises sur le phénomène si complexe de la fécondation qu'on peut arriver à de bons résultats, il est nécessaire de les posséder toutes pour pouvoir opérer avec le maximum de garantie possible ». Et c'est précisément dans le but de contribuer à la connaissance de l'hybridologie et de pénétrer ses mystères, que nous avons cru intéressant d'entreprendre des recherches cytologiques sur les *Vitis*.

Les hybridateurs se heurtent parfois dans leurs travaux à des obstacles insurmontables, car ils trouvent des Vignes à étamines courtes dont le pollen est impropre à la fécondation, mais ils ne savent pas pourquoi il est impropre. Ils ignorent, en effet, que la stérilité est liée à une question chromosomique. Il faut donc connaître l'équipement chromosomique afin de prévoir les résultats.

B. — CHROMOSOMES DE VITIS

L'étude des chromosomes de *Vitis* est de date récente. C'est le 25 mars 1929 que nous avons présenté la première communication préalable sur ce sujet au Congrès des Anatomistes, qui a eu lieu à Bordeaux. Cependant, il faut noter que **Nebel** (1929) a étudié la question en même temps que nous et a publié à ce sujet une courte note dans « The American Naturalist » dans le numéro de mars-avril 1929.

Nebel ne parle que du nombre des chromosomes somatiques qui

est de 38 chez les 5 espèces : *Vitis Amurensis*, *V. Coignitia*, *V. Doaniana*, *V. Labrusca* et *V. Rupestris*, puis il cite les nombres de chromosomes de quelques variétés issues de *V. vinifera* dont le *Muscat* qui possède 3 satellites et le *Muscat gigas* qui contient une garniture tétraploïde à 76 chromosomes et 6 satellites; il indique que le *Sultanina (typica)* à 38 chromosomes et le *Sultanina gigas*, 76 chromosomes.

Peu après **Hirayanagi** (1929) a compté chez diverses variétés de *Vitis vinifera* et *V. Labrusca*, 19 chromosomes (*n*).

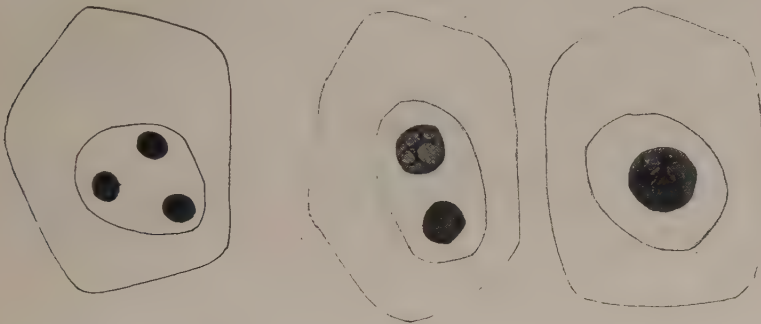


FIG. XXXIII. — Cellules somatiques avec des noyaux et des nucléoles chez *Vitis vinifera*. On y remarque la structure artificielle des nucléoles.

Les données que nous avons présentées au Congrès de Bordeaux concordent avec celles de **Nebel** et de **Harayanagi**. Les *Vitis* dont nous avons étudié le nombre des chromosomes sont les suivants (*2n*) :

<i>Vitis vinifera</i>	38
<i>V. Labrusca</i>	38
<i>V. riparia</i>	38
<i>V. quadrangularis</i> Wall. (<i>Cissus quadrangularis</i> Linné)	44-53

Les 3 premières espèces sont des vrais *Vitis*, tandis que la quatrième est classée tantôt comme *Vitis*, tantôt comme *Cissus*.

La caryologie vient aisément trancher le différend et apporter un nouvel argument qui permet de ne pas ranger cette plante parmi les *Vitis*.

Les chromosomes de *Vitis* sont, en effet, invariablement au nombre de 38, leur taille moyenne est de 0,5 μ , et leur forme est toujours

celle de petits bâtonnets faiblement incurvés; tandis que, chez le *Cissus*, on compte à cause des fragmentations 44 à 53 chromosomes de taille variable.

L'évolution nucléaire chez *Vitis* peut être résumée ainsi qu'il suit :

Les mitoses se produisent dans les cellules qui sont deux fois plus grandes que leurs voisines au repos. Le noyau quiescent contient un nucléole assez grand, parfois 2, rarement 3 plus petits. Le réseau chromatique et le spirème sont rarement visibles. La figure achromatique est des plus nettes. La membrane nucléaire est perceptible même dans les préparations fixées par le liquide de Nava-

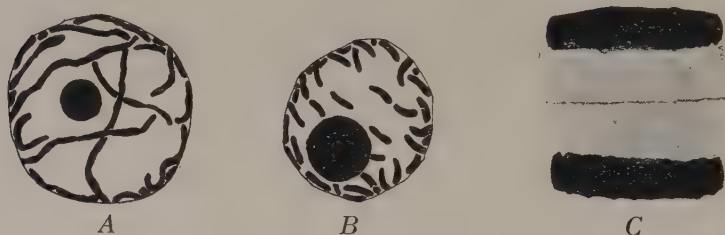


FIG. XXXIV. — Caryocinèse de *Vitis*.

A) prophase de *V. Labrusca*; B) prophase de *V. vinifera*; C) télophase de *V. vinifera*.

chine. Le clivage des chromosomes n'est pas apparent. A la métaphase les chromosomes se répandent dans toute la cavité de la cellule et on peut les observer, les mesurer et les compter. *Vitis Labrusca* offre cette particularité que le spirème chromatique y est beaucoup plus net que chez les autres espèces (et paraît plus ou moins continu) (fig. XXXIV, A), ce qui coïncide avec la différence morphologique assez accentuée chez cette espèce.

La similitude des chromosomes dans la majorité des Vignes explique la facilité extraordinaire d'hybridation naturelle et artificielle entre elles; celle-ci explique à son tour la filiation dans le genre *Vitis*, filiation qui « rend très difficile la limitation morphologique des espèces entre elles » (Viala, 1910).

CHAPITRE VI

ÉTUDE CARYOLOGIQUE DE *QUERCUS*

Les premiers travaux sur les chromosomes des *Quercus* sont de date récente. Le sujet a été effleuré en 1928 par **Wetzel**, qui l'année suivante a publié un mémoire plus détaillé. Parallèlement à **Wetzel**, et indépendamment de lui, nous avons également effectué des recherches cytologiques qui ont vu le jour un peu après la parution des premiers résultats de **Wetzel**. Cet auteur affirme avoir trouvé comme nombre de chromosomes le chiffre 11 (haploïde) pour 10 espèces étudiées et le chiffre 22 (diploïde) pour le *Quercus Cerris*. Les nombres de chromosomes que nous avons comptés ne concordent pas avec les siens. Voici, en effet, les nombres que nous avons relevés ($2n$) :

<i>Q. Suber</i> Linn	24.
<i>Q. Ilex</i> Linn	24.
<i>Q. coccifera</i> Linn.	24.
<i>Q. palustris</i> Du Roi	24.
<i>Q. Cerris</i> Linn.	24.

Les 4 premières espèces n'ayant pas été l'objet de recherches de la part de **Wetzel** nous ne nous appesantirons pas davantage sur elles, mais le fait qu'il n'a trouvé que 22 chromosomes chez *Q. Cerris* mérite de retenir notre attention.

Il y a une différence d'un chromosome maturatif ou d'une paire de chromosomes somatiques trouvés en plus par nous.

Comment expliquer le manque de concordance entre nos chiffres et les siens? On peut émettre à ce sujet de nombreuses hypothèses, mais il est difficile de préciser quelle est celle qui paraît le plus acceptable.

D'abord, il se peut qu'il existe réellement 2 caryotypes de *Quercus*, l'un à 22 et l'autre à 24 chromosomes ($2n$). On connaît beaucoup de cas semblables, ainsi chez *Secale cereale*, **Sakamura**, **Ferrand**, **Kihara**, **Gotoh**, **Stolze**, **Belling** et d'autres, ont rencontré des races à 14 chromosomes ($2n$), tandis que dans la même espèce **Nakao**, **Kihara**, **Gotoh**, **Belling**, etc., ont observé parfois des

mitoses à 16 chromosomes. **Belling** explique cette non-coïncidence des chiffres par la fracture d'une des paires de chromosomes dont les segments ainsi détachés sont considérés comme des chromosomes séparés. **Belling** a constaté le même phénomène dans *Uvularia*. **Sorokina** (1927b) a compté quelquefois dans les noyaux diploïdes de *Ranunculus acris* ($2n = 12$) 12, 13, 14 et 15 chromosomes. Chez *Zea Mays* ($2n = 20$), **Kuwada** et surtout **Randolph** (1928) ont trouvé dans les cellules somatiques les chiffres 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27 et 28. **Randolph** donne une importante bibliographie des cas, où on a enregistré diverses aberrations numériques des chromosomes, et il fournit beaucoup d'explications intéressantes de ces cas. Il a constaté aussi que : « The meiotic chromosome number did not always correspond with the somatic number in the same plant ». Les chiffres peuvent changer d'une variété à l'autre dans une même espèce, il existe des déviations numériques d'un individu à l'autre dans une même variété, il y a des variations d'une racine à l'autre (chez *Ornithogalum pyrenaicum*, **Sprumont** 1928) et d'une cellule à l'autre chez un même individu (comme chez les Acacias); et enfin, il existe encore des cas de non-coïncidence du nombre haploïde avec le nombre diploïde (chez *Zea Mays*, Acacias non australiens, etc.).

Toutes ces aberrations n'infirmant en rien la conception de persistance du nombre des chromosomes, car on a pu logiquement les expliquer d'une façon satisfaisante. On a constaté qu'un ou plusieurs chromosomes peuvent se segmenter au point d'insertion au fuseau et que parfois ces segments sont susceptibles de s'unir de nouveau pour rétablir le nombre normal de chromosomes ou bien restent comme des éléments séparés. Dans les cinèses de maturation interviennent encore les « non-disjonctions » et les « non-conjonctions ».

Mais il existe également une source des variations numériques non réelles dues à la courbe des erreurs à laquelle sont soumises les recherches des cytologistes même les plus célèbres; **Strasburger** entre autres, s'est fréquemment trompé. Cela prouve que la numération des chromosomes est une chose délicate, qui exige une très grande attention.

Les recherches futures montreront, peut-être, si nous nous sommes

trouvés en présence d'un cas de variation numérique réelle ou apparente de chromosomes, ou bien, s'il y a eu une erreur de numération.

Les chromosomes de ces 5 espèces de *Quercus* ne sont pas tous de même *taille*; les plus petits d'entre eux n'ont qu'un micron de longueur, tandis que les plus grands peuvent mesurer jusqu'à 3 μ . Ils se présentent sous la forme de bâtonnets, de V ou de J, d'où, l'insertion au fuseau terminale, sub-terminale ou médiane.

L'évolution du noyau dans les cellules du méristème racinaire peut être résumé de la façon suivante :

Au stade de repos on distingue, à l'intérieur des noyaux, un nucléole, parfois deux, rarement trois. Le réseau chromatique n'est pas visible. La prophase débute par l'apparition brusque du spirème chromatique composé de plusieurs filaments assez minces et qui sont disposés à la périphérie du noyau. Ils se raccourcissent et se segmentent en chromosomes, qui se dirigent vers l'équateur du noyau pour former la plaque équatoriale; c'est à ce moment que commence la métaphase. Les nucléoles disparaissent à la fin de la prophase; dans les préparations fixées au liquide de Navachine ces éléments se décolorent, pendant la différenciation, plus rapidement que les chromosomes. A la métaphase la membrane nucléaire se dissout et les chromosomes envahissent souvent la cellule toute entière. C'est alors que s'indique le clivage : les chromosomes assez volumineux, présentent une fente longitudinale qui, en s'élargissant, détermine la séparation complète des deux moitiés. A ce stade, les chromosomes épais et courts de *Q. Suber* offrent parfois la particularité de se masser à la plaque équatoriale sans laisser aucun vide entre eux. En outre, il faut indiquer ici une anomalie assez fréquente, caractéristique de toutes les espèces de ce genre : 1 ou 2 chromosomes ne s'agrègent pas à la plaque équatoriale, ils restent dans son voisinage et se clivent en même temps que les chromosomes qui la constituent. Cette disposition provoque, dans la phase qui suit, un retard ou une avance dans la marche vers les pôles de ces chromosomes dissidents.

A l'anaphase, les chromosomes-fils se séparent et se dirigent en sens contraire glissant sur le fuseau achromatique et donnant les 2 couronnes anaphasiques qui, en s'approchant des pôles constituent les tassements polaires, où les chromosomes perdent, en appa-

rence du moins, leur individualité. Ces tassements s'entourent ensuite d'une membrane nucléaire de telle sorte qu'à un moment donné on distingue très bien 2 noyaux-fils dans une cellule, dont la cytokinèse est en retard, mais peu après, on voit apparaître la plaque cellulaire à l'équateur du fuseau achromatique; commençant à se former au milieu de la cellule-mère, elle s'élargit progressivement vers la périphérie de celle-ci et finit par la diviser en 2 cellules-filles. Les masses chromatiques des pôles se résorbent en même temps et on voit apparaître à leur place les nucléoles.

La division de la cellule est achevée et le cycle peut recommencer.

Les mitoses chez *Quercus* sont relativement rares, elles se produisent donc à intervalles assez grands ce qui pourrait expliquer la croissance très lente des Chênes.

Dans les préparations contenant des chromosomes on peut constater facilement la présence et la localisation du tanin. Celui-ci se rencontre en grande quantité dans les cellules périphériques de la racine (écorce) et, en petite quantité, vers le centre. Cette substance se trouve dans les cellules spécialisées, plus grandes que leurs voisines qui en sont dépourvues. Les noyaux de ces cellules, bien que possédant toujours des nucléoles, offrent rarement des figures de division. Entre les espèces étudiées c'est *Q. palustris* qui est le moins riche en tanin.

Nous avons fait quelques observations sur les mitoses des espèces d'*Arachis* apportées du Brésil et du Soudan par M. Chevalier, mais nous n'avons pas obtenu des résultats bien précis, c'est pourquoi nous donnons ici, avec réserve, le chiffre des chromosomes sans assumer la responsabilité de l'exactitude de la numération. Le nombre diploïde des chromosomes serait :

<i>Arachis hypogaea</i> var. <i>microcarpa</i> A. Chev	± 40
— <i>prostrata</i> Benth. var. <i>Rasteiro</i>	± 40

D'après A. Chevalier, l'*Arachide* de *Rasteiro* n'est qu'une variété de *A. hypogaea*. Les cellules ont de grands noyaux riches en chromatine. Les chromosomes sont courts et trapus, avec une constriction médiane.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Nous avons étudié par des méthodes de fixation les chromosomes des espèces de *Hordeum*, *Acacia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus*. Le but de notre travail était de contribuer à la connaissance de la caryologie et à l'application des résultats ainsi obtenus, à la génétique et à la systématique des espèces de ces genres.

Les espèces de *Hordeum* ont été étudiées, au point de vue du nombre des chromosomes, par plusieurs cytologistes; ceux-ci ont tous trouvé que les Orges cultivées (espèces, sous-espèces et variétés) possèdent 14 chromosomes ($2n$), comme la plupart des Orges sauvages; parmi ces dernières, on compte quelques espèces tétraploïdes à 28 chromosomes.

Chez les 19 Orges cultivées (espèces, hybrides et variétés) étudiées par nous, nous avons compté aussi 14 chromosomes, nombre diploïde strictement invariable. Dans les espèces sauvages, nous avons trouvé 14 chromosomes ($2n$) (*H. maritimum* et *H. murinum*) et 28 (*H. bulbosum* et *H. secalinum*). Pour *H. murinum*, certains auteurs donnent le chiffre 14, certains autres lui attribuent 28 chromosomes ($2n$), nous soutenons que le premier chiffre est exact. Cette non-coïncidence (qui existe, d'ailleurs, aussi pour *H. jubatum*) est due, peut-être, à une simple erreur de détermination des espèces ou à une confusion des synonymes.

Les chromosomes de *Hordeum* sont approximativement de même longueur : ils mesurent environ 7 ou 8 μ ; leur forme est celle de V et de U, au point d'insertion au fuseau ils sont pourvus d'une constriction cinétique. Les chromosomes des Orges cultivées sont d'un calibre plus grand que ceux des Orges sauvages. La masse totale de chromatine d'un noyau et le volume des cellules sont plus grands dans les espèces cultivées que dans les espèces sauvages; la quantité de chromatine (et non pas le nombre des chromosomes) et le volume d'une cellule sont plus ou moins proportionnels au volume de l'appareil végétatif et au volume des graines : les Orges cultivées ayant des noyaux plus riches en chromatine et étant édifiées par des cellules plus volumineuses, possèdent des tiges, feuilles, épis et graines plus développés que les Orges sauvages constituées par des cellules petites et dont les noyaux sont pauvres en chromatine.

Parmi les espèces sauvages des Orges, *H. bulbosum*, remarquable par sa taille plus grande et son épi plus long, a été souvent expérimenté pour être utilisé en agriculture; on a voulu l'améliorer par hybridation, or l'hybridation entre cette espèce (28 chromosomes) et les espèces cultivées (14 chromosomes) n'a jamais réussi; nous pensons que la cause de l'insuccès réside, sans doute, dans l'incompatibilité du nombre des chromosomes.

Les nucléoles présentent des réactions différentes selon le stade de la cinèse : au début de la prophase, ils sont basophiles comme le filament chromatique qui, à ce moment, se trouve en contact direct avec les nucléoles; ceux-ci paraissent déverser une partie de leur substance (chromatine) sur les chromosomes en formation.

A la fin de la prophase et dans les stades suivants les nucléoles sont nettement oxyphiles.

Dans le voisinage du nucléole, on trouve souvent 1, 2 ou 3 grains plus volumineux — granulations chromatiques — qui manifestent toujours une chromaticité accentuée. Ces granulations chromatiques sont présentes dans les noyaux à l'interphase et au début de la prophase.

A l'interphase, la chromatine est dispersée dans la cavité nucléaire sous forme de grains qui, chez les espèces cultivées, sont reliées entre eux par des anastomoses intergranulaires nettement visibles. Les chromosomes se forment aux dépens du réticulum. Dès le début les boucles chromosomiques apparaissent doubles et à mesure qu'elles se chargent de chromatine, la fente longitudinale entre leurs deux moitiés devient progressivement moins discernable.

Après la résorption des chromosomes, quand la caryocinèse est achevée, la chromatine de chaque noyau-fils se présente plus dense dans la partie opposée à la plaque cellulaire, c'est-à-dire exactement là où les chromosomes étaient tassés à la dernière télophase; dans cette même région commence la formation des boucles chromosomiques et l'enrichissement en chromatine de celles-ci. Cette disposition bipolaire de la chromatine dans les noyaux-fils peut servir à distinguer les cellules jeunes interphasiques de celles qui sont plus âgées, elle permet aussi de reconnaître dans quel sens la cinèse a eu lieu et à mettre en évidence la parenté entre 2 cellules-filles.

Deux chromosomes somatiques des *Hordeum* de culture portent à leurs extrémités des satellites. S. Navachine est le premier cytologiste qui, en 1912, ait découvert les satellites dans *Galtonia candicans*, depuis cette date les travaux concernant ces corpuscules se sont beaucoup multipliés, et aujourd'hui on peut compter plus de 200 espèces de plantes pourvues de satellites. Quelques cytologistes russes attribuent à ces éléments une nature spéciale à cause

de leur situation en contact intime avec le nucléole au début de la prophase et même à l'interphase.

D'après nous, un satellite n'est autre chose qu'un très petit segment du chromosome-S (chromosome porteur de satellite) déterminé par une constriction acinétique (secondaire) subterminale très profonde; il est de nature chromosomique et se comporte comme n'importe quelle autre portion d'un chromosome.

Nous n'avons pas vu de satellites placés sur les nucléoles, mais nous avons souvent observé, accolées au nucléole, des granulations chromatiques en nombre variable et de tailles différentes, que l'on aurait pu prendre pour des satellites accolés aux nucléoles, à l'état de repos. Il est impossible d'expliquer quel rapport existe entre les chromosomes-S et les satellites, d'une part, et les granulations chromatiques d'autre part, parce que la disparition de celles-ci a lieu au début de la prophase, quand l'auréole périnucléolaire (le siège de ces granulations) est envahie par des boucles chromosomiques en formation.

Les satellites de *Hordeum* sont discernables à la métaphase et à l'anaphase, presque jamais à la télophase; ils se divisent longitudinalement en même temps que les chromosomes-S. Le filament qui relie le satellite à son chromosome-S est très souvent imperceptible, à cause de l'effet du fixateur. *La présence des satellites en nombre défini est un fait absolument constant dans toutes les mitoses d'un individu et dans tous les individus d'une même espèce. La forme (sphérique, ovale, cubique) et la taille des satellites sont très peu variables. Ces éléments peuvent être considérés comme une des meilleures preuves de l'individualité morphologique des chromosomes, ainsi que de leur persistance d'une cinèse et d'une génération à l'autre.*

On suppose que l'apparition d'un satellite marque la réduction de la quantité de chromatine d'un noyau. Le rôle de ces corpuscules dans la division cellulaire et dans les phénomènes génétiques demeure complètement inconnu.

Le genre *Acacia* est un des plus importants de tout l'embranchement des Phanérogames, tant par le nombre de ses espèces (431), que par l'étendue de son aire de dispersion dans les pays chauds. Cependant aucun cytologiste, jusqu'ici ne s'était consacré à l'étude caryologique de ce genre.

Nous avons étudié 14 espèces et variétés d'*Acacia* dont 6 sont originaires d'Australie, 7 d'Afrique et d'Asie et une (*A. Farnesiana*) qui est considérée comme américaine, mais est probablement cosmopolite.

Les Acacias australiens possèdent 26 chromosomes (2n), chiffre invariable. Les espèces non australiennes ont simultanément 2 nombres de chromosomes ou même 3 : 52, 104 et 208, c'est-à-dire que dans une même racine on trouve côte à côte des cellules à 52, à 104 et à 208 chromosomes. Outre ces chiffres exacts, environ un tiers de mitoses somatiques possèdent des nombres très variables de chromosomes.

Un *Acacia* non australien (*A. adstringens*) présente encore cette particularité que ses chromosomes peuvent être de deux formes : soit sphérique, soit celle de petits bâtonnets.

Les *Acacias* à 26 chromosomes (2n) occupent des aires relativement étroites, tandis que ceux à 52, 104 et 208 chromosomes s'étendent sur des aires beaucoup plus larges, ceux-ci s'adaptent donc plus facilement aux diverses conditions édaphiques de végétation, ce qu'on a constaté, d'ailleurs, pour beaucoup d'autres espèces polyploïdes.

L'évolution des noyaux somatiques des Acacias non australiens est caractérisée par la persistance des nucléoles durant les phases de la cinèse. Ces nucléoles se divisent à la métaphase par une sorte d'amitose. Ce mode de division et le mouvement (passif) des nucléoles vers l'équateur cellulaire d'abord, et vers les deux pôles ensuite, donnent à croire que ces deux phénomènes sont dus au mouvement du suc nucléaire (tension monocentrique et tension bipolaire); ce même mouvement de la substance fluide du noyau détermine, probablement, le déplacement des chromosomes.

Après le tassement polaire, les masses chromatiques paraissent se fusionner avec les nucléoles-fils, pour donner un grand nucléole; celui-ci au début de la prophase suivante se fragmente en plusieurs nucléoles (3 ou 4) plus petits, dont quelques-uns disparaissent pendant la formation des chromosomes. Cela donne à supposer que le nucléole contribue à la formation des chromosomes, mais d'une autre manière que chez *Hordeum*.

Dans les cinèses de maturation on ne constate aucun trouble dans

l'évolution nucléaire des Acacias non australiens : il n'y a ni persistance des nucléoles durant les phases de la cinèse, ni eu-, ni hétéro-ploidie; on ne trouve que des mioses normales haploïdes à 26 chromosomes bivalents. Donc les observations de phénomènes anormaux dans les cinèses somatiques n'autorisent pas à formuler d'hypothèses sur leur signification dans la génétique; elles ne suffisent pas non plus pour infirmer la théorie chromosomique de l'hérédité.

Nous avons étudié au point de vue caryologique 33 espèces et variétés de *Medicago*. Ces espèces et variétés possèdent des chiffres invariables de chromosomes : 32 et 16; la longueur des chromosomes varie du simple ($1,55 \mu$) au double ($2,95 \mu$) selon l'espèce. La classification des *Medicago* que l'on pourrait établir d'après les données caryologiques ne correspond pas toujours avec celle que les systématiciens ont basé sur la forme de la gousse.

Les plantes de *Luzernes tétraploïdes* (à 32 chromosomes) sont plus grandes et plus vigoureuses que les *Luzernes diploïdes* (à 16 chromosomes).

Les données chromosomiques peuvent être utilisées pour le contrôle des semences de *Medicago*, car entre les graines de certaines espèces il y a de très grandes analogies morphologiques, ce qui parfois rend impossible leur spécification; dans ces cas l'analyse caryologique peut résoudre quelques questions litigieuses.

L'hybridologie de *Medicago* jusqu'à présent se réduit à 3 espèces à 32 chromosomes, mais il serait intéressant de l'étendre aux deux autres espèces (*M. scutellata* et *M. arborea*) aussi à 32 chromosomes.

Les espèces de *Vitis* étudiées par nous possèdent 38 chromosomes ($2n$). Les recherches caryologiques sont nécessaires pour reconnaître si le pollen est fécond ou stérile. La similitude des chromosomes dans la majorité des Vignes pourrait expliquer leur facilité extraordinaire d'hybridation naturelle et artificielle, de même que leur filiation.

Chez 5 espèces de *Quercus* nous avons compté 24 chromosomes dans les noyaux somatiques. Une de ces espèces (*A. Cerris*) a été étudiée par **Wetzel** qui lui attribue 22 chromosomes; il y a par conséquent une différence (réelle ou apparente) d'une paire de chromosomes entre nos observations et les siennes.

Les chromosomes de *Quercus* ont la forme d'I, de J ou de V; ils sont de taille différente ($1-3 \mu$).

APPENDICE

Au cour de l'impression de notre travail ont paru deux publications (de **Reeves** et de **Tschechow**) sur les chromosomes de *Medicago*. Ces travaux qui n'ont porté que sur quelques unes des espèces par nous étudiées confirment en tout point l'exactitude de nos observations, ce qui nous permet de maintenir d'une façon plus ferme nos données et nos interprétations.

Reeves (1930) ignorant complètement que les chromosomes de *Medicago* sont déjà étudiés par nous depuis 1928 et que nous avons publié 4 notes **Ghimpu** 1928, 1929d, 1929f, 1929g) sur ce sujet, notes analysées dans diverses revues (*L'Année Biologique*, *Revue Scientifique*), écrit deux ans après notre première communication dans « *American Journal of Botany* » que « ... the chromosomes of *Medicago sativa* have not been counted » et il donne pour cette espèce $n = 16$ et $2n = 32$.

Tschechow (1930) aussi, sans connaître nos recherches, publie un travail sur les chromosomes des Légumineuses, où on trouve quelques espèces de *Medicago* (presque toutes étudiées par nous) auxquelles l'auteur attribue $2n = 16$ et 36 chromosomes, à une seule (*M. hispida*) il donne $2n = 14$ chromosomes.

Nous venons d'apprendre que après nous, **Hoeg** (1929) et **Jaretsky** (1930), ont publié des travaux sur les chromosomes des Chênes.

Hoeg a étudié *Quercus robur* et *Q. Sessiliflora* auxquelles il attribue $n = 12$ ou $2n = 24$ chromosomes.

Jaretsky vient de vérifier les données cytologiques du *Quercus* publiées par **Wetzel**, par **Hoeg** et par nous. Cet auteur confirme l'exactitude de nos observations en disant notamment : « Die Chromosomenzahl der 11 von **Wetzel** untersuchten *Quercus*-Arten ist nicht 11, sonder 12. » Il dit aussi : « Die Nachprüfung der vegetativen Kernbilder von *Quercus cerris* L. ergab entsprechend den Angaben **Ghimpus** 24 Chromosomen. »

Bibliographie.

- AASE (H.-C.) and POWERS (L.). — Chromosome number in crop plants. *Amer. Journ. Bot.*, XIII, 1926.
- AMBROSI-JUNIOR. — Les facteurs qui influencent la réussite dans la greffe des vignes. *XIV^e Congrès Inter. d'Agric.* Bucarest, 1929.
- ARTOM (C.). — La polyploidie dans ses corrélations morphologiques et biologiques. *C. R. Soc. Biol.* (Réunion plénière tenue les 25 et 26 mai 1928).
- AVERY (P.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. IV. The nature and effects of chromosomal irregularities in *N. alata* var. *grandiflora*. *University of California Publ. in Botany*, II, n° 15, 1929.
- BAEHR (V. de). — Sur les bases cytologiques de l'hérédité. *La Cellule*, XXXVI, 1925.
- BATYRENKO (V.-G.). — La luzerne cultivée (*Medicago sativa* L.) et la luzerne de Suède (*M. falcata* L.). Pétrograd, 1916 (en russe).
- BAUR (E.). — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1919.
- BELLING (J.). — Fracture of chromosome in rye. *Journ. of Heredity*, n° 10, 1925 a.
— Production of triploid and tetraploid plants. *Journ. of Heredity*, n° 12, 1925 b.
— The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *Journ. of Genetics*, XV, 1925 c.
— and BLAKESLEE (A.). — The distribution of chromosomes in tetraploid *Daturas*. *Amer. Natur.*, LVIII, 1924.
- BLAKESLEE, (A.). — The origin of variations. *Amer. Natur.*, LVI, 1922.
- BLARINGHEM (L.). — Mutantes et hybrides. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 10^e S., V, 1923.
— Mutations et chromosomes. *Ann. Soc. Nat. Bot.*, 10^e S., V, 1923.
- BLEIER (H.). — Chromosomenzahlen und Kernvolumina in der Gattung *Trifolium*. *Ber. d. d. bot. Ges.*, LIV, 1925.
- BONNET (A.). — La sélection appliquée à la vigne. Montpellier, 1902.
- BOUIN, (P.). — Éléments d'histologie. Paris, 1929.
- CAMP (G) (Van). — Le rôle du nucléole dans la caryocinèse somatique du *Clivia miniata*. *La Cellule*, XXXIV, 1924.
- CAPITAINE (L.). — Contribution à l'étude morphologique des graines de Légumineuses. (Thèse Sorbonne). Paris, 1912.
- CARAZZI (D.) et LEVI (G.). — Tecnica microscopica. Milano, 1916.
- CHAMBERLAIN (C.-J.). — Methods in plant histology. Chicago, 1923.
- CHAMBERS (R.). — The physical structure of protoplasm as determined by microdissection and injection; in : Cowdry, E. General Cytology, Chicago, 1924.
— Études de microdissection, IV. Les structures mitochondriales et nucléaires dans les cellules germinales de la Sauterelle; *La Cellule*, XXXV, 1925.
- CHEVALIER (A.). — Révision des Acacias du Nord, de l'Ouest et du Centre Africain. Les végétaux utiles de l'Afrique tropicale française. Fasc. X, 1928.
- CLAUSEN (R.-E.) and GOODSPEED (T.-H.). — Interspecific hybridization in *Nicotiana*. III. The monosomic *tabacum* derivative corrugated, from the *sylvestris-tabacum* hybrid. *Univ. Califor. Publ. in Bot.*, XI, n° 4, 1926.
- COLLINS (J.-L.). LILLIAN HOLLINGSHEAD and PRISCILLA AVERY. — Interspecific hybrids in *Crepis*. III. *Genetics*, XIV, n° 3, 1929.
- CUÉNOT (L.). — L'origine des espèces et le mutationisme, *C. R. Soc. Biol.*, n° 23, 1929.
- DARLINGTON (C.-D.). — Chromosome studies in the *Scilleae*. *Journ. of Genetics*, XVI, n° 2, 1926.
— Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. *Journ. Genetics*, XXI, 1929.
- DELAUNAY (L.-N.). — Kern und Art. Typische Chromosomenformen. *Planta*. 7 Bd, I Heft, 1929.
— Recherches caryologiques comparatives des genres *Muscari* Mill et *Bellevalia* Lapeyer. *Monit. du Jard. Bot. de Tiflis*, 1922-1923 (en russe).
— Chromosomentheorie der Vererbung und die Chromosomen bei einigen Liliaceen. *Monit. du Jard. Bot. de Tiflis*, 1924-1925.
- DOGIEL (A.). — Zur Frage über den Bau der Kernkörperchen und Nebenkernkörperchen (nucleoli und paranucleoli) (texte en russe et en allemand). *Archives Russes d'Anat., d'Hist. et d'Embryologie*, III, fasc. 2, 1925.

- DOMBROVSKAYA (L.). — Sur la division végétative du noyau dans les cellules des racines de certaines races du pois. *Journ. Soc. Bot. Russe*, IX, 1924 (en russe).
- EAST (E.-M.). — The genetics of the genus *Nicotiana*. *Bibliographia Genetica*, 1928.
- EGHIS (S.). — Experiments on interspecific hybridization in the genus *Nicotiana*. *Bull. of App. Bot. a. Pl.-Br.*, 1924-1925.
- EIOHORN (A.). — Sur la mitose somatique et le satellite du *Ginkgo biloba*. *C. R. Soc. Biol.*, XCIX, 1928.
- Sur divers stades de la mitose de l'*Hyacinthus orientalis* et, comparativement, de l'*Allium cepa*. *C. R. Ac. Soc.*, Paris, CLXXXVI, 1928.
- EMME (H.). — Contribution à la cytologie des Orge. I. Les caryotypes des Orge (en russe). *Journ. Soc. Russe de Bot.* IX, 1924.
- Beitrage zur Zytologie der Gersten I. Karyotypen der Gersten. *Zeitschr. d. indukt. Abstamm. u. Vererb.*, XXXVII, 1925.
- Zur Cytologie der Gattung *Secale L.* *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XVII, n° 3, 1927.
- ENGLER (A.) u. PRANTL. — Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Engelmann, 1894.
- FISK (Emma). — The chromosomes of *Zea Mays*. *Proc. Nat. As. Soc.*, II, n° 6, 1925.
- FEUWIRTH (C.). — Die Zuchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Vienne, 1910.
- GEITLER (L.). — Zur Cytologie von *Crepis*. *Zeit. f. Zellf. u. m. Anat.* IX, 1929 a.
- Der feinere Bau der Chromosomen von *Crepis*. *Zeit. f. Zellf. und m. Anat.*, X, 1929 b.
- GHIMPU (V.). — Contribution à l'étude caryologique du genre *Medicago*. *C. R. Ac., Soc.* Paris, 1928.
- Contribution à l'étude des satellites du genre *Hordeum*. *C. R. Soc. Biol.*, C, 1929 a.
- Sur l'existence simultanée des mitoses diploïdes, didiploïdes et tétraploïdes, chez les *Acacia*. *C. R. Soc. Biol.*, CI, 1929 b.
- Sur les chromosomes de quelques chênes. *Revue de Bot. Appl. et d'Agric. trop.*, IX, n° 91, 1929 c.
- Sur les chromosomes de *Vitis*, *Medicago* et *Hordeum*. *C. R. de l'Assoc. des Anatom.* Réunion des 25-27 mars 1929 d à Bordeaux.
- La caryologie des plantes cultivées. *Bull. de l'Agric.* (Bucarest), n°s 5-6, 1929 e.
- Sur la caryologie du genre *Medicago*. *Bull. de l'Agric.* (Bucarest), n°s 5-6, 1929 f.
- Recherches chromosomiques sur les luzernes, vignes, chênes et orges. *XIV^e Congrès Intern. d'Agric.*, Bucarest, 1929 g.
- Contribution à l'étude chromosomique des *Acacia*. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 188, 1929 g.
- Orges diploïdes et tétraploïdes. *Ac. d'Agric. de France*, séance du 17 juillet 1929 h.
- GOLDSCHMIDT (R.). — Einführung in die Vererbungswissenschaft. Munchen 1911.
- GRÉGOIRE (V.). — Génétique et Cytologie, *Bull. de la Classe des Sciences*, XIII, n° 12, 1927.
- Les limites du mendélisme et le rôle des chromosomes dans l'hérédité. *Rev. des quest. scientif.*, juillet 1925.
- GOOSPEED (T.-H.). — The effects of X-rays and radium on species of the genus *Nicotiana*. *The Journ. of Heredity*, XX, n° 6, 1929.
- GRIFFEE (F.). — Correlated inheritance of botanical characters in barley, and manner of reaction to *Helminthosporium sativum*. *Journ. of Agric. Research.*, XXX, 1925.
- GUILLIERMOND (A.). — Aperçu sur l'évolution nucléaire des Assomycètes et nouvelles observations sur les mitoses des asques. *Rev. Gén. de Bot.*, t. XXIII, 1911.
- La cytologie, ses méthodes et leur valeur. *Rev. Gén. des Sc.*, n° 6, 1917.
- La cytologie, ses méthodes et leur valeur. *Rev. Gén. des Sc.*, n° 7, 1917.
- Sur la structure de la cellule végétale. *C. R. Acad. Sc.*, 21 juin, CLXX, 1920.
- Sur la structure de la cellule végétale. Jubilé de Mendel, Prague, 1925.
- Réplique à CUÉNOT à propos de sa conférence à la réunion plénière de la Société de Biologie le 18 mai 1929, sur « l'Origine des Espèces et le Mutationisme », *C. R. Soc. de Biol.*, CL, n° 23, 1929.
- GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.). — Revue des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925. *Rev. Gén. Bot.* XXXVIII-XXXIX, 1926-1927.
- GUYÉNOT (E.). — L'Hérédité. Gaston Doin, éditeur. Paris, 1924.
- Le mécanisme de l'évolution et l'expérience. *Semaine de synthèse*, Paris, 24 mai 1929.
- HEILBORN (O.). — Genetic cytology and genetics in *Carex*. *Bibliographia Genetica*. 1925.
- Chromosome number in *Draba*. *Hereditas*, 1927.

- HEITZ (E.). — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form in Pflanzenreich. *Zeitschr. f. Bot.* Bd. 18, H. 11/12, 1926.
- HIRAYANAGI (H.). — Chromosome arrangement. III. The pollen mother cells of the vine. *Mem. Coll. Sc., Imp. Univ. Ser. B4*, 1929.
- HOEG (EILER). — Om Mellemlormerne mellem *Quercus robur* L. og *Q. sessiliflora* Martyn. *Botanisk Tidsskrift*, 40, 1929 (en danois avec résumé en anglais).
- HOLLINGSHEAD (L.). — Chromosome number and morphology in *Nicotiana*. III. The somatic chromosomes of *N. Longiflora*. *Calif. Univ. of California Publ. in Bot.*, II, n° 14, 1929.
- INDEX KEWENSIS. — Hooper et Jackson, Oxonii, MDCCXCV (et ses suppléments).
- JARETZKY (R.). — Histologische und Karyologische Studien an Polygonaceen. *Jahrb. f. wissens. Bot.*, LXIX, H. 3, 1928.
- Zur Zytologie der Fagales. *Planta*, X, 1930.
- JORGENSEN (C.-A.). — The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *Journal of Genetics*, XIX, n° 2, 1929.
- KAGAWA (F.). — On the phylogeny of some cereals and related plants as considered from the size and shape of chromosomes. *Jap. Journ. Bot.*, IV, n° 4, 1929.
- Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops*. *La Cellule*, 1926-1927.
- Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops* II. On the genus crosses between *Triticum* and *Aegilops*. *Japon. Journ. Bot.*, IV, n° 1, 1928.
- KARPETSCHENKO (G.). — The number of chromosomes and the genetic correlation of cultivated Cruciferae. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.* XIII, n° 2, 1922-1923.
- On the chromosomes of Phaseolinae. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XIV, n° 12, 1924-1925 a.
- Karyologische Studien am genus *Trifolium*. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XIV, n° 1, 1924-1925 b.
- Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea* L. *Bull. App. Bot. a. XVII, Pl. Br.*, n° 3, 1927.
- KIHARA (H.). — Cytologische und Genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sc., Kyoto Imp. Univ. Ser. B*, 1924.
- KONSTANTINOV (P.-N.). — La sélection de la luzerne jaune (*M. falcata*) à la station d'expériences agricoles de Krasnokoutsk (en russe). *Agricult. et Sylvicult.*, Octobre 1914.
- KOSTYTSCHEV (P.). — La culture de principales plantes fourragères (en russe). Saint-Petersbourg, 1895.
- KOZHUKHOV (S.). — Karyotypische Eigentümlichkeiten der kultivierten *Cucurbitaceae*. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XIV, n° 2, 1924-1925.
- KUHN (E.). — Zytologie von *Thalictrum*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, LXVIII, 1928.
- Zur Frage der Auerteilung der Chromosomen in der somatischen Prophase von *Capparis spinosa*. *Ber. der d. bot. Gesel.* Bd XLVI, Heft 10, 1929.
- LANGERON (M.). — Précis de microscopie. Paris, 1928.
- LENOIR (M.). — Technique cytologique. *C. R. Soc. Biol.*, CI, 1929.
- LEVITSKY (G.). — Changements caryo- et génotypique dans le processus de l'évolution. *Bull. App. Bot. a. pl. Br.*, XV, n° 5, 1925 (en russe).
- Experimentally induced translocation of chromosomes from one cell to another. *Revue Soc. Bot. Russe*, XIII, 1928.
- and BENETSKAYA (G.). — On the carvotype of *Solanum tuberosum* L. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.* XVIII, n° 3, 1927.
- and KUZMINA (N.). — Karyological investigations on the systematics and phylogenetics on the genus *Festuca*. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XVII, n° 2, 1927.
- und TRON (E.). — Zur Frage der karyotypischen Evolution der Gattung *Muscari* Mill. *Planta*, IX, 1930.
- LITARDIÈRE DE (R.). — Observation sur l'*Hordeum Pavisi* Præaub.; ses caractères cytologiques. *Bull. Soc. Bot. de France*, II, 1926.
- Sur l'existence de figures didiploïdes dans le méristème radiculaire du *Cannabis sativa* L. *La Cellule*, XXXV, 1924.
- Les anomalies de la carvocrinèse somatique chez le *Spinacia oleracea* L. *Rev. Gén. Bot.*, XXXV, 1923.
- MANGENOT (G.). — Données morphologiques sur la matière vivante. Paris, 1930.

- MANGENOT et GUILLIERMOND (A.). — Voir : GUILLIERMOND (A.) et MANGENOT (G.).
- MARCHAL (E.). — Recherches sur les variations numériques des chromosomes dans la série végétale. Bruxelles, 1920.
- MARTENS (P.). — Les structures nucléaires et chromosomiques dans la cellule vivante et dans la cellule fixée. *Bull. d'hist. Appl.*, V, n° 6, 1928.
- Nouvelles recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *La Cellule* XXXIX, 1929.
- MACCLUNG (G.). — The chromosome theory of heredity; in : Cowdry E. *General Cytology*. Chicago, 1924.
- MEUNISSIER (M.). — La génétique et le Congrès International de Berlin. *Journ. Soc. Nat. d'Hort. de France*, mai 1928.
- MILOVIDOV (P.). — Coloration différentielle des bactéries et des chondriosomes. *Arch. d'Anat. Micr.* XXIV, 1928.
- DE MOL (W.-E.). — On chromosomal constrictions, satellites, and nucleoli in *Hyacinthus orientalis*. *Beitr. z. Biol. der Pflanzen*, XV, 1927.
- Nucleolar number and size in diploid, triploid and eneuploid *Hyacinthus*. *La Cellule*, XXXVIII, 1928.
- MORGAN (T.). — Mendelian heredity in relation to cytology; in : Cowdry E. : *General Cytology*. Chicago, 1924.
- The bearing of genetics on the cytological evidence for crossing-over. *La Cellule*, XXXVI, 1925.
- The theory of the gene. New Haven, 1926.
- MORGAN (T.). STURTEVANT (A.), MULLER (H.), BRIDGES (C.). — Le mécanisme de l'hérédité mendélienne (traduit de l'anglais par HERLANT), Bruxelles, 1923.
- NAKAO (M.). — Cytological studies on the nuclear division of the pollen mother-cells of some cereals and their hybrid. *Journ. Coll. Agric. Tohoku Imper. Univ.*, Sapporo Japon, IV, 1911-1912.
- NAVASCHIN (M.). — Polyploid mutations in *Crepis*. Triploid and pentaploid mutations of *Crepis capillaris*. *Genetics*, X, n° 6, 1925 a.
- Morphologische Kernstudien der *Crepis* — Arten in Bezug auf die Artbildung. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat.*, B. II, H. I, 1925 b.
- On the variation of the number and morphological characters of the chromosomes in interspecific hybrids. *Bull. of Appl. Bot. a. Pl. Br.*, XVII, n° 3-1927 a.
- « Amphiplastie » — eine neue Karyologische Erscheinung. Verhandlungen des V. Internationalen Kongress für Vererbungswissenschaft. Berlin, 1927 b.
- Ein Fall von (echter) Merogonie hervorgerufen durch Artkreuzung bei Kompositen. *Journ. Soc. Russe de Bot.*, XII, n°s 1-2, 1927 c.
- NAVACHINE (S.). — Sur le dimorphisme des noyaux dans les cellules somatiques de *Galtonia candicans*. *Bull. Ac. Imp. des Sc. de Saint-Petersbourg*, XXII, 1812 (en russe).
- Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. *Ber. d. d. bot. Gesel.* Bd. XLV, Heft 7, 1927.
- NEBEL (B.-R.). — Chromosome counts in *Vitis* and *Pyrus*. *Amer. Natur.*, LXIII, n° 685, 1929.
- NEMEC (B.). — Anatomie a fysiologie rostlin (en tchèque). Praha, 1907.
- The Mechanism of Mitotic Division. *Intern. Congress of Pl. Sciences*. Ithaca, 1926.
- NEWTON (W.-C.-F.). — Studies on somatic chromosomes. I. Pairing and segmentation in *Galtonia*. *Annals of Bot.*, XXXVIII, 1924.
- NICOLAEVA (A.). — Étude cytologique du genre *Triticum*. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XIII, n° 1, 1922-1923 (en russe).
- PAINTER (T.-S.) and MULLER (H.-I.). — Parallel cytology and genetics of induced translocations and deletions in *Drosophila*. *Journ. of Heredity*, XX, n° 6, 1929.
- PETTERSON (J.-T.). — X-rays and somatic mutations. *Journ. of Heredity* XX, n° 6, 1929.
- RABAUD (E.). — L'hérédité, Paris, 1921.
- RANDOLPH (L.-F.). — Chromosome numbers in *Zea Mays* L. *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir*, 117, June 1928.
- RANDOLPH (L.-F.) and MACCLINTOK (B.). — Poliploidy in *Zea Mays* L. *Amer. Natur.*, DX, 1926.
- REEVES (R. G.). — Nuclear and cytoplasmic division in the microsporogenesis of — alfalfa. *Amer. Jour. Bot.*, XVII, n° 1, 1930.

- REGEL (R.). — On the problem of the origin of the cultivated barley. *Bull. of Appl. Botany*, n°s 7-10 (104), 1917.
- RIVES (L.). — Nouvelle contribution à l'étude de l'affinité. *Revue de Viticul.*, LXXI, n° 1851, 1929.
- ROUART (E.). — Les hybrides producteurs directs en France. XIV^e Congrès Inter. d'Agric. Bucarest, 1929.
- ROUART (E.). et RIVES (L.). — Les hybrides producteurs directs. Paris, 1921.
- RUGGLES GATES (R.). — The cytology of *Oenothera*. *Bibliographia Genetica*, 1928.
- RYBIN (V.). — Cytological investigations of the genus *Malus*. *Bull. of Appl. Bot. and Pl. Br.*, XVI, n° 3, 1926.
- On the number of chromosomes observed in the somatic and reduction division of the cultivated apple in connection with pollen sterility of some of its varieties. *Bull. of Appl. Bot. a. Pl. Br.*, XVII, n° 3, 1927 a.
 - Polyploid hybrids on *Nicotiana Tabacum* L. $\times$ *N. rustica* L. *Bull. Appl. Bot. a. Pl. Br.*, XVII, n° 3, 1927 b.
- SCHULZ (A.). — Die Geschichte der Kultivierten Getreide. Halle a. d. S., 1913.
- SENJANINOVA (M.). — Das Verhalten des Nucleolus und der Trabanten während der somatischen Mitosen und den Reifeteilungen bei *Ranunculus acer* L. *Zeit. Zelleforsch. u. mikr. Anat.* III, 1926.
- Beitrag zur vergleichend-karyologischen Untersuchung des Linneons *Valeriana officinalis*. *Ztschr. f. Zellforschn. u. mikros. Anatomie*, Bd. V, H. 5, 1927.
- SHARP (L.). — An introduction to cytology. New-York, 1926.
- SIMONET (M.). — Variation du nombre des chromosomes chez quelques Solanées. *C. R. Ac. Sc.*, Paris, 184, 1927.
- Le nombre des chromosomes dans le genre des Iris. *C. R. Soc. Biol.*, XCIX, 1928 a.
 - Contribution à l'étude des chromosomes chez le genre *Iris*. *C. R. Soc. Biol.*, XCIX, 1928 b.
 - Nouvelles recherches sur le nombre des chromosomes chez les hybrides des *Iris* des jardins. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 188, 1929 a.
 - Sur l'étude cytologique de quelques hybrides d'Iris (groupe Pogoniris). *Journ. Soc. Nat. d'Horticult. de Fr.*, août, 1929 b.
- SKALINSKA (M.). et CUCHTMAN (S.). — Étude du noyau d'une race polymorphe de *Petunia*. *C. R. Soc. Biol.*, XCVIII, 1927.
- SOROKINA (H.). — A study of meiosis in *Ranunculus acris*. *Amer. Journ. of Bot.*, 1927 a.
- Cytological and morphological investigations on gynodimorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. *Genetics*, XII, 1927 b.
 - Idiograms, nucleoli, and satellites of certain *Ranunculaceae*. *Amer. Jour. Bot.*, XVI, n° 6, 1929.
- SOROKINA (O.-N.). — On the chromosomes of *Aegilops* species (en russe, avec résumé en anglais). *Bull. of Appl. Bot., a. Pl. Br.*, XIX, n° 2, 1928.
- SPRUMONT (G.). — Chromosomes et satellites dans quelques espèces d'*Ornithogalum*. *La Cellule*, XXXVIII, 1928.
- STOLZE (K.). — Die Chromosomenzahlen der wichtigsten Getreidearten nebst allgemeinen Betrachtungen über Chromosomen, Chromosomenzahl u. Chromosomengrosse in Pflanzenreich. *Bibliotheca Genetica*, VIII, 1925.
- SVERDRUP (A.). — Linkage and independent inheritance in *Pisum sativum*. *Journ. of Genetics*, XVII, n° 3, 1927.
- SVESHNIKOVA (I.-N.). — Karyological studies on *Vicia*. *Bull. of Appl. Bot. a. Pl. Br.*, XVII, n° 3, 1927.
- TAYLOR (W.-R.). — The chromosome morphology of *Veltheimia Allium* and *Cyrtanthus*. *Amer. Journ. of Botany*, XII, 1925 a.
- Cytological Studies on *Gasteria*. *Amer. Jour. of Botany*, XII, 1925 b.
 - Chromosome constrictions as Distinguishing characteristics in Plants. *Amer. Journ. of Bot.*, XII, n° 4, 1925 c.
 - Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera. *Amer. Jour. of Bot.*, XIII, 1926.
- TISCHLER (G.). — Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handbuch der Pflanzenanatomie. II. Berlin (Borntraeger), 1922.
- Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. *Tabulae Biologicae*. Vol. IV, 1927.
- TSCHÉCHOW (W.). — Karyologisch-systematische Untersuchung des Tribus Galegeae Fam. Leguminosae. *Planta*, 9, 1930.

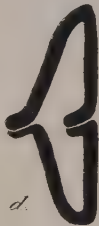
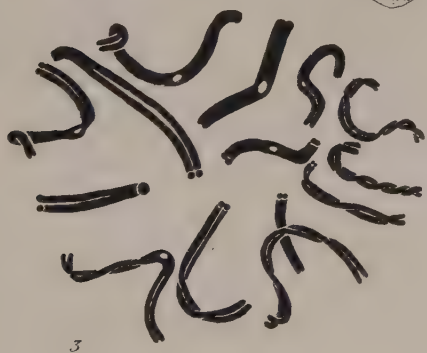
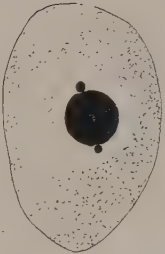
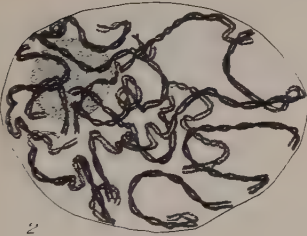
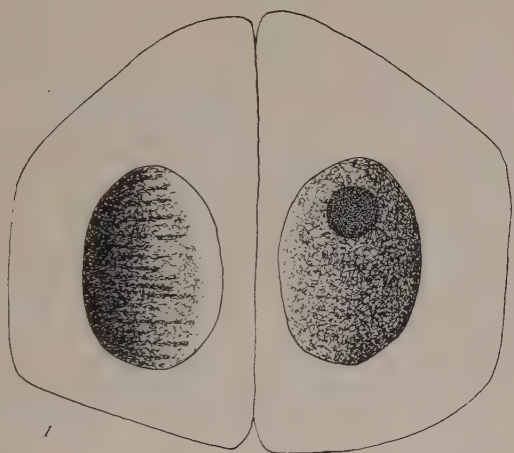
- TSCHERNOYAROW (M.). — Nouveaux faits dans la réduction chromatique chez le *Najas major* All. et leurs significations pour les théories chromosomiques de l'hérédité (en ukrainien, avec résumé en français). Kiev, 1927.
- VAVILOV (N.). — Note ajoutée à l'article de REGEL (On the problem of the origin of the cultivated barley). *Bull. of Appl. Bot.*, n° 7-10 (104); 1917.
- Studies on the origin of cultivated plants. *Bull. Appl. Bot. a. Pl. Br.*, XVI, n° 2, 1926.
- VIALA (P.) et VERMOREL (V.). — Ampélographie. Paris, 1910.
- VILMORIN (R.) de et SIMONET (M.). — Nombre des chromosomes dans les genres *Lobelia Linum* et chez quelques autres espèces végétales. *C. R. Soc. Biol.*, XCVI, 1927 a.
- Recherche sur le nombre des chromosomes chez les Solanées. *Verhandlungen des V. Intern. Kongresses für Vererbungswissenschaft*. Berlin, 1927 b.
- VOLKONSKY. — Sur une nouvelle modification de la technique d'Altmann. *Bull. d'Histologie*, n° 5, 1928.
- VRIES (H.) de — Espèces et variétés, leur naissance par mutation (traduit de l'anglais par L. BLARINGHEM). Paris, 1909.
- On physiological chromomeres. *La Cellule*, XXXVI, 1925.
- WALDRON (L.-R.). — An alfalfa bud mutation. *Journal of Heredity*, n° 11, 1925.
- WEINSTEIN (A.). — Cytological studies on *Phaseolus vulgaris*. *Amer. Journ. of Bot.*, XIII, 1926.
- WILSON (E.). — The cell in development and heredity. 3^e éd. New-York, 1925.
- WINGE (O.). — Contribution to the knowledge of chromosome numbers in plants. *La Cellule*, XXXVI, 1925.
- ZALENSKY (V.) and DOROSHENKO (A.). — Cytological investigation of rye-wheat hybrids. *Bull. App. Bot. a. Pl. Br.*, XIV, n° 1, 1924-1925.
- ZIRKLE (C.). — Nucleolus in root tip mitosis in *Zea Mays*. *Bot. Gaz.* LXXXVI, 1926.
- ZWEIGELT (F.). — Les hybrides par rapport à la viticulture européenne en général et à la production intensive spécialement. XIV^e Congrès Intern. d'Agric., Bucarest, 1929.

PLANCHES

Toutes les figures sont dessinées à la chambre claire d'Abbe; microscope Leitz, oculaire n° 25, immersion $1/16$, hauteur du tube 17, lampe électrique ou condensateur. Les dessins ont été faits au niveau de la table de travail et réduits ensuite de $1/2$ (pl. I et II), $1/3$ (pl. III), $2/5$ (pl. IV et V) ou $1/5$ (pl. VI).

PLANCHE I.

- FIG. 1, début d'interphase de deux cellules-filles d'*Hordeum vulgare* (Escourgeon d'Algérie).
FIG. 2, prophase d'*H. Steudeli* $\times$ *trifurcatum*.
FIG. 3, fin de prophase d'*H. nudiramulosum*.
FIG. 4, noyau au repos d'*H. bulbosum*.
FIG. 5, chromosomes isolés de diverses Orges : *a*, chromosome métaphasique d'*H. hexastichum*; *b*, séparation de deux chromosomes-S-fils d'*H. Steudeli-trifurcatum*; *c* et *d*, dissociation dicentrique des chromosomes chez *H. districhum giganteum* (*c*) et chez *H. distichum* (*sensu lato*) (*d*).



5

PLANCHE II.

Métaphases de diverses Orges. On y remarque les satellites attachés aux chromosomes-S par des filaments d'union, ce qui permet de ne pas confondre avec les extrémités de chromosomes tournées vers l'observateur et représentées schématiquement par des cercles noirs.

FIG. 1, lot chromosomique d'*Hordeum erectum* var. *Goldthorpe*.

FIG. 2, clivage des satellites dans une métaphase de la même Orge.

FIG. 3, lot chromosomique d'*H. cornutum*; on y voit la boutonnière médiane.

FIG. 4, fin de métaphase (clivage et déroulement des chromosomes) chez *H. distichum giganteum*.

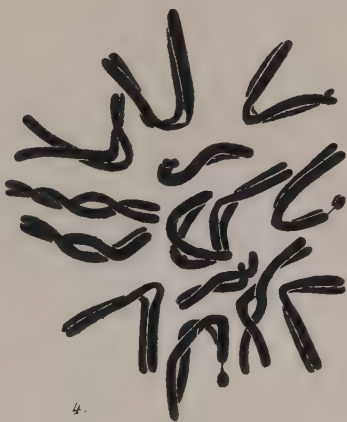
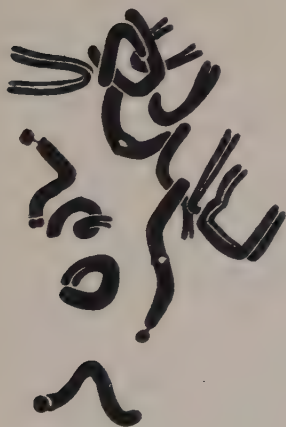
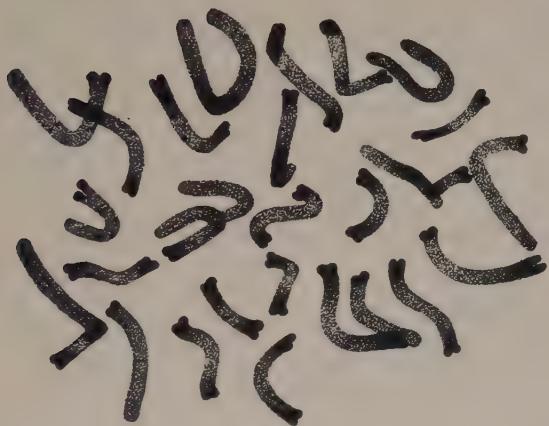


PLANCHE III.

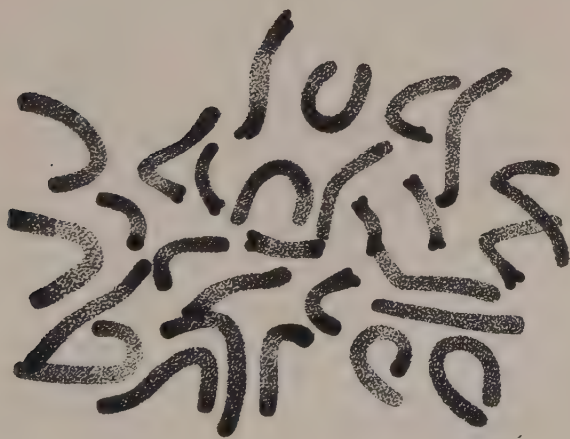
Métaphases tétraploïdes d'*Hordeum*.

FIG. 1, *H. secalinum*.

FIG. 2, *H. bulbosum*.



1



2

PLANCHE IV.

- Cinèse de maturation d'*Acacia Farnesiana*.
FIG. 1, deux noyaux au stade zygonema.
FIG. 2, synizesis.
FIG. 3, deux cellules-mères des grains de pollen au stade de diacinèse.
FIG. 4, métaphase hétérotypique vue de profil.
FIG. 5, début de la première anaphase.

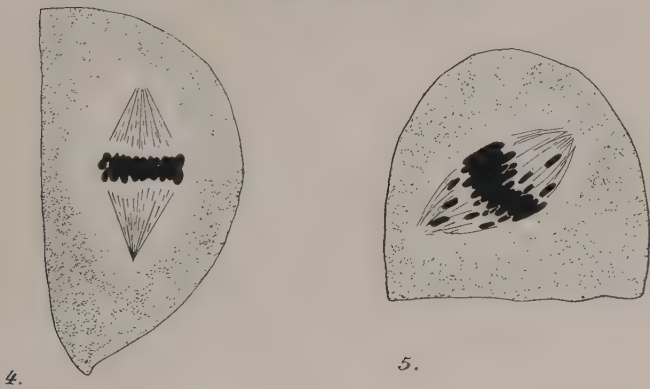
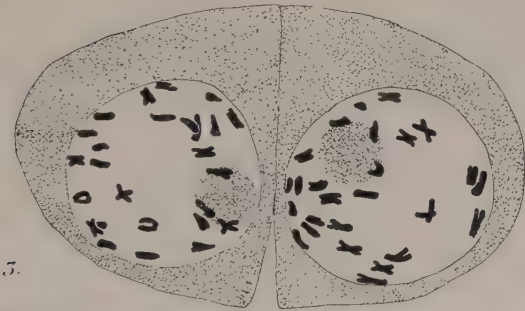
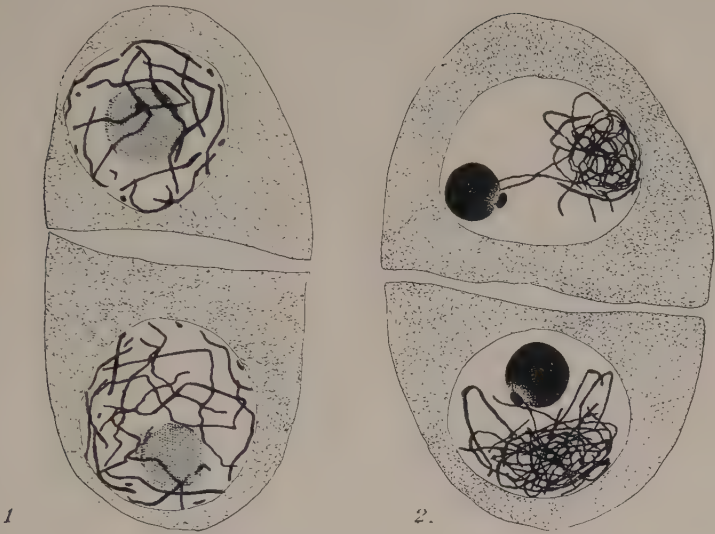
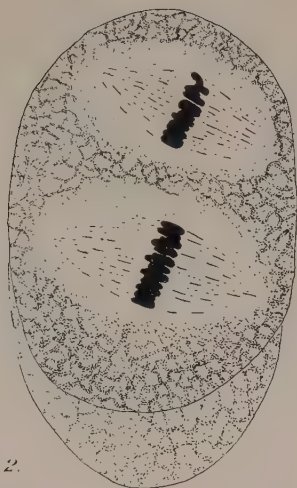


PLANCHE V.

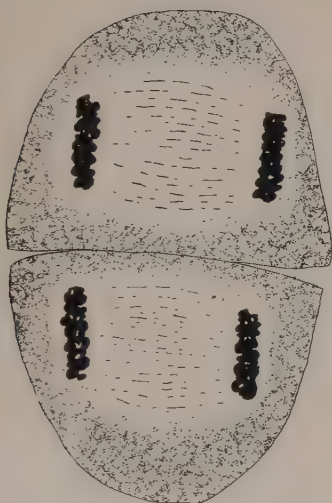
- Cinèse de maturation d'*Acacia Farnesiana* (fig. 1-4) et d'*A. horrida* (fig. 5).
FIG. 1, diade.
FIG. 2, deux métaphases homéotypiques vues de profil.
FIG. 3, télophases homéotypiques.
FIG. 4, tétrade.
FIG. 5, division post-méiotique d'une tétraspore.



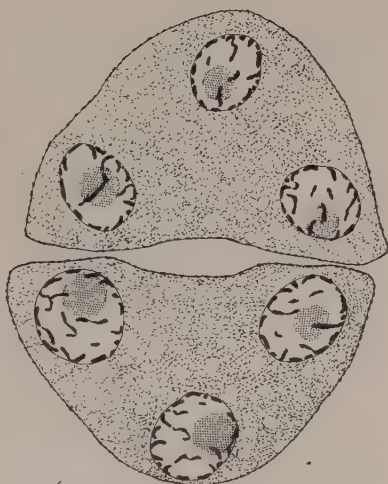
1.



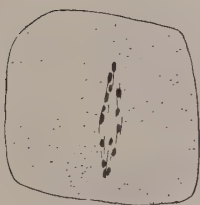
2.



3.



4.

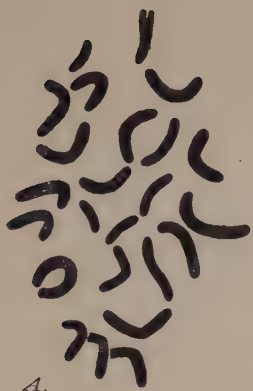


5.

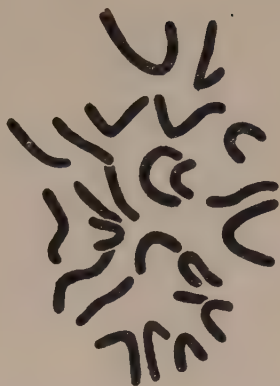
PLANCHE VI.

Métaphases somatiques chez *Quercus*.

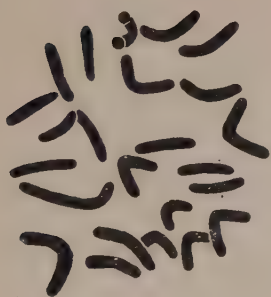
A, *Q. palustris*; B, *Q. Suber*; C, *Q. Ilex*; D, *Q. erris*; E, *Q. Coccifera*.



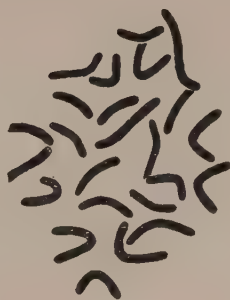
A.



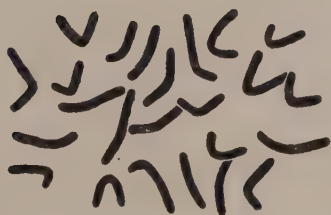
B.



C.



D.



E.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	IX
INTRODUCTION	135
CHAPITRE I. — Matériel et méthodes	144
A. — MATÉRIEL	144
B. — MÉTHODES	145
1) Germination	145
2) Fixations	146
3) Agents fixateurs	147
4) Inclusion	148
5) Coloration	149
6) Mensuration	152
CHAPITRE II. — Chromosomes, nucléoles et satellites dans quelques espèces d' <i>Hordeum</i>	153
A. — CHROMOSOMES : NOMBRE, FORME ET TAILLE	153
1) Données historiques	153
2) Observations personnelles	156
3) Interprétation phylogénétique du nombre des chromosomes	161
B. — NUCLÉOLES	163
C. — ÉVOLUTION NUCLÉAIRE	166
D. — SATELLITES	169
1) Revue des travaux parus sur les satellites trouvés chez diverses plantes	169
2) Observations personnelles	180
3) Discussion	183
4) Liste des plantes à satellites	186
CHAPITRE III. — Étude caryologique des Acacias	190
A. — Mitoses di-, didi, tétradi, et hétéropléides dans quelques Acacias	191
B. — Évolution nucléaire et persistance des nucléoles dans les phases de la cinèse somatique	200
C. — Cinèses de maturation	203
CHAPITRE IV. — Étude caryologique des espèces de <i>Medicago</i>	207
A. — Importance de l'étude des chromosomes de <i>Medicago</i>	207
B. — Les chromosomes de <i>Medicago</i>	209
C. — Nombre des chromosomes et morphologie	210
D. — Caryologie et systématique	211
E. — Caryologie et hybridologie	214
CHAPITRE V. — Étude caryologique de <i>Vitis</i>	215
A. — Importance de l'étude caryologique de <i>Vitis</i>	215
B. — Chromosomes de <i>Vitis</i>	216
CHAPITRE VI. — Étude caryologique de <i>Quercus</i>	219
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	222
APPENDICE	228
BIBLIOGRAPHIE	229
EXPLICATION DES PLANCHES	235
TABLE DES MATIÈRES	249

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Les mutations chez les animaux.

La formation des sols.

Vu et approuvé :

Paris, le 24 Avril 1930.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAUBAIN.

VU

ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

CHARLÉTY.

